

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA

APORTACIONES AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA
DE PINNA NOBILIS LINNEO, 1758 (MOLLUSCA
BIVALVIA) EN EL LITORAL MEDITERRÁNEO IBÉRICO

JOSÉ RAFAEL GARCÍA MARCH

UNIVERSITAT DE VALENCIA
Servei de Publicacions
2005

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 7 de Juliol de 2005 davant un tribunal format per:

- D. Nardo Vicente
- D. Ángel Luque Del Villar
- D^a. Ana Márquez Aliaga
- D. Juan B. Peña Forner
- D. José Templado González

Va ser dirigida per:

D. A. Manuel García Carrascosa

D. Álvaro L. Peña Cantero

©Copyright: Servei de Publicacions
José Rafael García March

Depòsit legal:

I.S.B.N.:84-370-6286-1

Edita: Universitat de València
Servei de Publicacions
C/ Artes Gráficas, 13 bajo
46010 València
Spain
Telèfon: 963864115



JOSE RAFAEL GARCÍA MARCH
Tesis Doctoral, Abril 2005

Aportaciones al conocimiento de la Biología de *Pinna nobilis* Linneo, 1758
(Mollusca: Bivalvia) en el litoral mediterráneo ibérico

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA

Facultad de Ciencias Biológicas
Departamento de Zoología



Aportaciones al conocimiento de la Biología de *Pinna nobilis* Linneo, 1758 (Mollusca: Bivalvia) en el litoral mediterráneo ibérico



Tesis Doctoral
JOSE RAFAEL GARCÍA MARCH
Valencia, Abril 2005

ÍNDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	5
1.1 Antecedentes.	7
1.2 Descripción general.	10
1.2.1 Morfología construccional de la concha de <i>Pinna nobilis</i> .	16
1.2.2 Características microestructurales de la concha.	18
1.2.3 Diferencias intraespecíficas en la forma de las valvas.	20
1.2.4 Regeneración de la concha.	23
1.3 Distribución geográfica.	26
1.3.1 Distribución geográfica y hábitats ocupados por la especie en el Mediterráneo.	26
1.3.2 Distribución geográfica y hábitats ocupados en el Mediterráneo Ibérico.	27
1.4 Distribución espacial.	29
1.5 Ecología trófica.	31
1.6 Crecimiento.	33
1.7 Reproducción.	37
1.8 Líneas de investigación sobre <i>Pinna nobilis</i>.	38
1.9 Utilización de la especie como indicadora del estado de conservación del medio.	41
1.10 Objetivos.	42
CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS	45
2.1 Descripción de las zonas de trabajo.	47
2.1.1 Moraira.	47
2.1.2 Mar Menor.	51
2.2 Métodos utilizados para el estudio preliminar de la población de <i>Pinna nobilis</i> localizada en la ensenada de Moraira.	53
2.3 Metodología de la biometría de las valvas.	60
2.3.1 Estimaciones de tamaño. Biometría de la concha.	60
2.3.1.1 Propuesta de una nueva ecuación para el cálculo del tamaño total de <i>Pinna nobilis</i> a partir de las dimensiones de la porción no enterrada de la valva.	63
2.3.1.2 Biometría <i>in situ</i> de los ejemplares vivos.	68
2.3.1.3 Diseño y experimentación de un nuevo dispositivo de medida.	69
2.4 Realización del censo experimental de individuos.	73
2.5 Características demográficas y factores causantes de la estructura poblacional de <i>Pinna nobilis</i>.	75
2.5.1 Descripción de las superficies inventariadas y de los periodos de muestreo.	75
2.5.2 Desplazamiento.	78
2.5.3 Distribución espacial.	78
2.5.4 Orientación de las valvas.	79

2.5.5 Tasas de mortalidad.	81
2.5.6 Estudio del crecimiento de los ejemplares de <i>Pinna nobilis</i> .	82
2.5.7 Efectos del hidrodinamismo en la supervivencia de <i>Pinna nobilis</i> .	85
2.6 Estudio morfoanatómico del sistema de fijación.	97
2.7 Métodos para el estudio <i>in situ</i> de la actividad de las valvas.	102
2.8 Morfometría dinámica de la concha y determinación de la edad de los ejemplares de <i>Pinna nobilis</i>.	112
2.8.1 Métodos para el estudio de la morfología de las valvas.	112
CAPÍTULO 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	119
3.1 Métodos biométricos a partir de las valvas.	121
3.1.1 Estimaciones del tamaño total de la concha.	121
3.1.1.1 Desarrollo de una nueva ecuación para el cálculo de tamaños totales de <i>Pinna nobilis</i> .	121
3.1.1.2 Regresión potencial para la estimación de tamaños a partir de los valores de la anchura máxima.	124
3.1.2 Biometría <i>in situ</i> de los ejemplares vivos.	124
3.1.2.1 Estudio de la precisión del calibre múltiple.	125
3.2 Resultados del censo experimental.	131
3.3 Estudio de las características demográficas y de los factores causantes de la estructura poblacional de <i>Pinna nobilis</i>.	135
3.3.1 Desplazamiento.	135
3.3.2 Densidad de individuos y distribución espacial en las superficies inventariadas.	137
3.3.3 Orientación.	137
3.3.4 Distribución de tallas de los ejemplares inventariados y evolución del contingente.	139
3.3.4.1 Mortalidad.	140
3.3.4.2 Crecimiento.	141
3.3.5 Estudio de la importancia del hidrodinamismo en la supervivencia de <i>Pinna nobilis</i> .	143
3.3.6 Consideraciones sobre la estructura poblacional de <i>Pinna nobilis</i> a partir del análisis conjunto de sus características demográficas y de los efectos del hidrodinamismo sobre los individuos.	156
3.4 Estudio morfoanatómico del sistema de fijación.	162
3.4.1 Morfología general del biso de <i>Pinna nobilis</i> .	162
3.4.2 Fijación de los filamentos al sustrato.	168
3.4.3 Estudio comparado de la fijación sobre distintos sustratos.	171
3.4.3.1 Ejemplar implantado en <i>Posidonia oceanica</i> .	171
3.4.3.2 Ejemplar muestreado en fondo fangoso.	174
3.4.3.3 Ejemplar localizado en un canal de drenaje de <i>Posidonia oceanica</i> .	177
3.4.3.4 Ejemplar muestreado en un fondo cubierto por "maërl".	178
3.4.3.5 Ejemplar muestreado en una pradera de <i>Cymodocea nodosa</i> con <i>Caulerpa prolifera</i> .	179

3.5 Movimiento de valvas.	185
3.6 Morfometría dinámica de la concha.	201
3.6.1 Desarrollo de las hipótesis de trabajo.	201
3.6.2 Expresión interna de las marcas del músculo aductor posterior.	206
3.6.3 Registro interno y externo de las secciones a lo largo de las marcas del músculo aductor posterior.	209
3.6.4 Correlación entre los registros internos y externos de la concha.	211
3.6.5 Pautas de formación de los registros de la concha.	213
3.6.6 Estudio de las posibilidades de utilización de los registros de la concha para estimar la edad de los individuos.	216
3.6.7 Estima de la erosión anterior a partir de la posición de los registros internos.	218
3.6.8 Descripción de los distintos tipos de erosión anterior en la concha de <i>Pinna nobilis</i> .	222
3.6.8.1 Erosión dorsal.	223
3.6.8.2 Erosión ventral.	225
3.6.8.3 Descamación de la superficie externa de la concha.	227
3.6.9 Respuesta de <i>Pinna nobilis</i> a los distintos tipos de erosión de la concha.	228
3.6.9.1 Reconstrucción dorsal. El fenómeno de la existencia de múltiples ligamentos.	228
3.6.9.2 Reconstrucción ventral.	237
3.6.9.3 Reconstrucción del ápice.	239
3.6.9.4 Reconstrucción de la concha tras una fuerte agresión anterior.	239
3.6.10 Consecuencias de la erosión y la neoformación de la concha en la morfología de <i>Pinna nobilis</i> y en las estimas de edad.	242
CAPÍTULO 4. CONCLUSIONES	245
BIBLIOGRAFÍA	251
ANEXO 1	267
ANEXO 2	303

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1 Antecedentes.

En el último siglo el litoral mediterráneo ha sufrido un importante deterioro producido por un exceso de agresiones de origen antrópico. La concentración de las poblaciones y actividades humanas en la cuenca mediterránea se han convertido en una importante amenaza para los ecosistemas y recursos marinos y se prevé que en un futuro próximo la urbanización, el turismo, la agricultura, la pesca, la industria y los transportes marítimos sean las principales fuentes de agresión para la cuenca. Como consecuencia, la identidad del Mar Mediterráneo y sus recursos están desapareciendo gradualmente (AAE, 1999).

La inevitable reducción de hábitats producida por la presión antrópica está causando una reducción de la biodiversidad y un cambio en las comunidades marinas. Numerosas especies se han visto amenazadas y han sido desplazadas de su medio natural, reduciendo sus poblaciones a niveles alarmantes.

Una de estas especies es el molusco bivalvo *Pinna nobilis* Linneo, 1758, un endemismo del mar Mediterráneo cuyos fósiles se han encontrado en el Mioceno-Plioceno (Gómez-Alba, 1988). Sus poblaciones se han visto fuertemente amenazadas en las últimas décadas, principalmente por el deterioro de su medio natural, la Comunidad de la Mata de *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Vicente, 1990; Ramos, 1998; García-March, 2003). Este hecho motivó que fuera catalogada como de interés para su protección en "Les Espèces Marines à protéger en Méditerranée" (ver Zavodnik et al., 1991 y Vicente y Moreteau, 1991). Posteriormente, el Consejo de Europa la incluyó dentro del catálogo de especies de interés comunitario para las que es necesaria una protección estricta (Diario Oficial de las Comunidades Europeas (Nº L 206) del 22 de julio de 1992). Además, *Pinna nobilis* figura en el Anexo II (lista de especies en peligro o amenazadas) del *Instrumento de Ratificación del Protocolo sobre las zonas especialmente protegidas y la diversidad biológica en el Mediterráneo*, adoptado en los Convenios de Barcelona, 1995 y de Montecarlo 1996. También en el Anexo IV del Real Decreto 1997/1995 de 7 de diciembre, modificado en sus anexos I y II por el Real Decreto 1193/1998 de 12 de junio (BOE. nº. 151, de 25 de junio de 1998), en el que se establecen medidas para contribuir a garantizar la biodiversidad en el territorio en el que se aplica la Directiva Hábitats 92/43 /CEE. Finalmente, en el BOE. nº. 148, de 22-06-1999, se publicó una Orden por la que se incluyó en el *Catálogo Nacional de Especies Amenazadas* dentro del Anexo I como Especies, subespecies y poblaciones catalogadas en la categoría "vulnerable".

En las costas del litoral francés la pesca de *Pinna nobilis* está completamente prohibida (ley de 26 de noviembre de 1992), mientras que en Croacia la especie está protegida desde 1977 (Narodne novine, 23/1977), debido sobre todo a la reducción de las poblaciones por la recolección de ejemplares con fines lucrativos (venta como souvenir).

Se ha propuesto el desarrollo de nuevos estudios para conocer mejor la ecología de la especie y de esa forma valorar la velocidad y magnitud del deterioro de las poblaciones (Vicente, 1990; Ramos, 1998; Templado, 2001; 2002; García-March, 2003). Para ello es preciso conocer en detalle los recursos necesarios para su desarrollo, los factores que limitan su distribución y en general las interrelaciones existentes entre la especie y el medio biótico (competencia inter e intraespecífica, depredación, etc.) y abiótico (factores que influyen en la supervivencia de los individuos). El conocimiento de la dinámica poblacional permite determinar si la población está creciendo o disminuyendo y los estudios a lo largo de distintas generaciones permiten valorar las fluctuaciones naturales en densidad de individuos alrededor del valor máximo de carga del hábitat K. El conocimiento de la distribución espacial es también un aspecto fundamental de la ecología que ayuda a determinar los grados de agregación y autocorrelación espacial, que son consecuencia de las interacciones bióticas y abióticas anteriormente mencionadas.

En el caso de *Pinna nobilis* se añade una serie de complicaciones a las metodologías usualmente utilizadas para desarrollar los estudios ecológicos, debido a la baja densidad poblacional y a las condiciones del medio acuático en el que vive. La extracción de gran número de individuos puede provocar graves trastornos en la población y, al mismo tiempo, los trabajos sobre la población *in situ* requieren superficies de muestreo muy elevadas que plantean serios problemas en el diseño experimental (García-March, 2003). Además, en la mayoría de los casos los individuos permanecen ocultos entre las hojas de las fanerógamas marinas, principalmente de *Posidonia oceanica*, lo que dificulta su localización, teniendo en cuenta que ésta debe realizarse en inmersión con escafandra autónoma.

Por otra parte, existen ciertos aspectos de su ecología que plantean incógnitas que hasta el momento no han sido comprobadas. Desde los primeros trabajos sobre esta especie de Zavodnik (1967), se ha podido comprobar como existe una peculiar estructura poblacional, observándose como los ejemplares pequeños se localizan en cotas más superficiales que los más grandes. La explicación de esta peculiaridad ha sido la posible capacidad de desplazamiento de los individuos juveniles de cotas superficiales a otras más profundas según van creciendo. Esta hipótesis tiene implicaciones muy importantes en la ecología de la especie puesto que afecta a la distribución espacial y, potencialmente, a la capacidad de respuesta al medio, ya que existe la posibilidad de que los ejemplares puedan elegir las zonas con condiciones óptimas para alimentarse o para protegerse de depredadores y también puede afectar a la capacidad de recuperación de una población en una zona donde previamente se ha extinguido por alguna causa. Sin embargo, la hipótesis no ha

sido comprobada y hasta la fecha no se ha realizado ningún experimento que permita conocer la dinámica y magnitud del desplazamiento, el mecanismo utilizado, ni establecer otras posibles causas para esta segregación de tamaños con la profundidad.

El conocimiento de las causas que originan la peculiar estructura poblacional de *Pinna nobilis* es fundamental para comprender la dinámica poblacional y la etología de la especie, así como para poder desarrollar futuros proyectos de investigación sobre su ecología. Por lo tanto, la motivación del presente proyecto de Tesis es la investigación de este aspecto de la ecología de la especie, abordando el problema desde un punto de vista holístico, mediante la selección de una población en buen estado de conservación y el desarrollo de una campaña de estudio de aquellos parámetros de su dinámica poblacional que, en conjunto, permitan explicar cuál es la causa real y cuál es el mecanismo que genera la peculiar estructura poblacional antes mencionada. Al mismo tiempo, la aportación de nuevos datos de dinámica poblacional, densidad de individuos, etc., permite reducir la laguna de conocimiento que existe sobre las poblaciones de esta especie en las costas españolas.

1.2 Descripción general.

La concha de *Pinna nobilis* es triangular, con la reducida parte anterior puntiaguda y la posterior muy desarrollada con forma ancha y redondeada (Figura 1). La forma de la concha de esta especie está fuertemente influenciada por una serie de adaptaciones relacionadas con su modo de vida. La reducción de la parte anterior y con ella del músculo aductor anterior está relacionada con la fijación al sustrato mediante filamentos del biso, al igual que ocurre en otros moluscos anisomiaros. Sin embargo, las grandes extensiones posteriores del manto y como consecuencia de la concha, están relacionadas con los hábitos semiinfaunales y con la fijación de los filamentos del biso en un sustrato blando, como ocurre en *P. carnea* (Yonge, 1953), ya que vive semienterrada en sustratos blandos, clavada por su porción anterior y fija a raíces y rizomas de fanerógamas, pequeñas gravas, restos biodetríticos y también a granos de arena (Vicente, 1990; Butler et al., 1993; García-March, 2000; 2003).

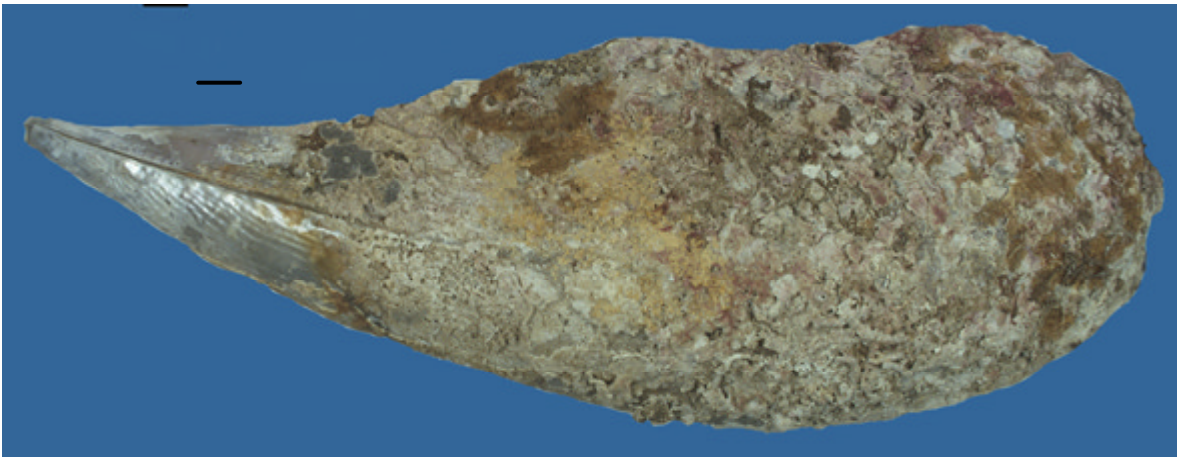


Figura 1. Valva izquierda de un ejemplar de *Pinna nobilis*. Escala 2 cm.

La concha puede superar el metro de longitud antero-posterior (Zavodnik et al., 1991), convirtiéndose así en el bivalvo más grande del Mediterráneo y uno de los más grandes del mundo. Todos los ejemplares poseen una estrecha ranura en la parte antero-ventral, que permite la salida de los filamentos del biso que toman una posición anterior, paralelos al eje antero-posterior de la concha (Figura 2). Además, los individuos juveniles poseen espinas en la cara externa de las valvas, que se erosionan durante la ontogenia.

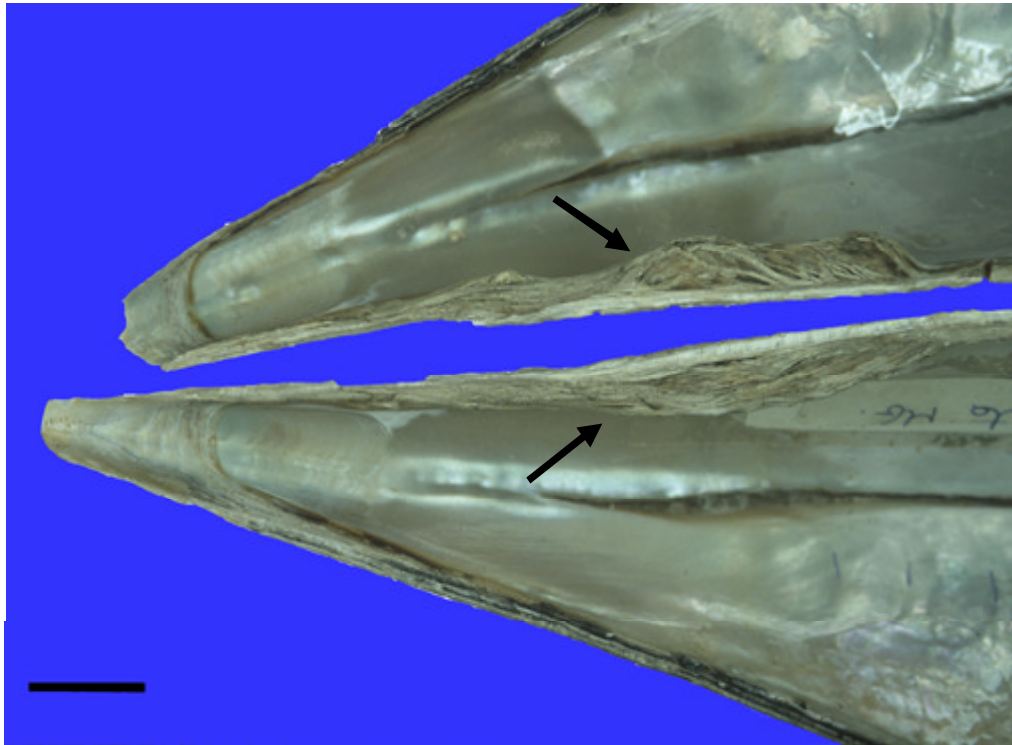


Figura 2. Ranura de salida del biso visto en la cara interna de la concha. Las flechas indican la posición de la ranura. Escala 2 cm.

El ligamento es opistodético, lineal y recorre toda la extensión dorsal de las valvas. Se adscribe al tipo planivincular, aunque la existencia de repeticiones de las capas lamelar y fibrosa, aspecto que será tratado posteriormente, hace necesario ser cautelosos con su definición, dependiendo de la explicación que se dé a la repetición de estas estructuras.

En toda la familia, la capa externa de prismas de calcita cubre dorsalmente el ligamento y tanto el ligamento externo o lamelar, como el interno o fibroso, se fijan por debajo a la capa nacarada, a diferencia de lo que ocurre en los Mytilidae, donde la capa lamelar se une a la calcita. Además, en *Atrina rigida* tanto el ligamento externo como el interno se fijan al ligostraco, una fina capa de aragonito con estructura prismática fibrosa, que los separa del nácar. En esta especie se ha observado una tercera capa que corresponde con el "ligamental ridge" o pseudoninfa de los Mytilidae, pero con una estructura mucho más plana. Está formada por aragonito con estructura prismática simple irregular y los ejes de los prismas son perpendiculares a la superficie de deposición y a las láminas de nácar (Figura 3) (Carter, 1990).

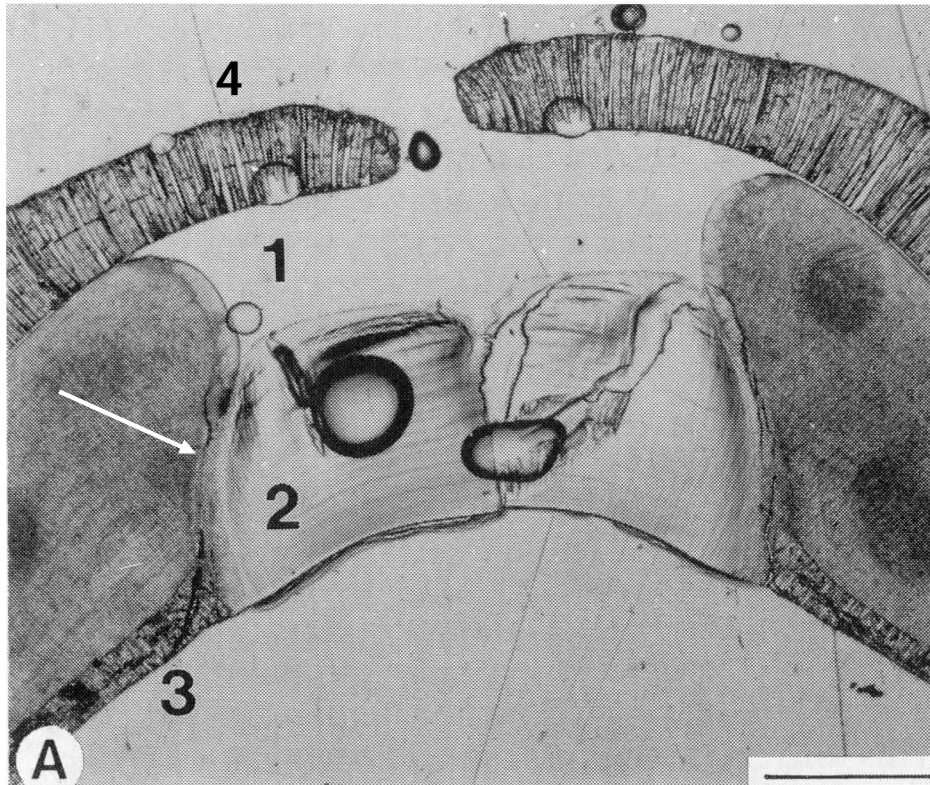


Figura 3. Ligamento de *Atrina rigida*. 1, ligamento externo (indistinguible de la resina epoxi). 2, ligamento interno. 3, "ligamental ridge". 4, capa de calcita recubriendo el ligamento externo. Flecha, ligostraco. Escala 0,5 mm. Modificado de Carter (1990).

En los Pinnidae, la abertura y cierre de las valvas no se produce de la forma habitual, mediante el ligamento, ya que en esta especie la única función de dicha estructura es mantener las valvas unidas, sino por flexión de la parte posterior de la concha, que posee un alto contenido proteínico. Además, los individuos pueden soportar incluso la pérdida del músculo aductor anterior o la fusión de los márgenes ventrales de la concha, siempre y cuando la parte posterior pueda seguir siendo cerrada por acción del músculo aductor posterior (m.a.p.). En los apartados correspondientes se realizará una descripción del ligamento de *Pinna nobilis*, en comparación con otros miembros de la familia, profundizando principalmente en la estructura de capas lamelar y fibrosa y su desarrollo ontogenético.

La concha, al suponer un sustrato duro en medio de un fondo formado generalmente por sustratos blandos, es colonizada por gran cantidad de organismos epibiontes que le confieren una apariencia irregular y, a menudo, cargada de colorido. Generalmente, sobre ella se pueden hallar numerosas especies de algas, moluscos, briozoos, poliquetos y ascidias, entre otros. Este fenómeno ha sido objeto de diversos estudios. Zavodnik (1963, 1967), observó diferencias en el recubrimiento de la concha dependiendo de la orientación y de la localidad donde se encontraba la población. Posteriormente se han realizado estudios sobre el recubrimiento de briozoos en valvas vacías de ejemplares

muertos (Harmelin, 1977), así como de esponjas (Corriero y Pronzato, 1987), poliquetos (Mears, 2002) y moluscos epibiontes (Giacobbe, 2002).

Una detallada descripción anatómica de *Pinna nobilis* puede encontrarse en Czihak y Dierl (1961) y de *P. carnea* en Yonge (1953). A continuación se describen los caracteres más distintivos de la anatomía de la familia y de la especie.

La parte blanda posee una serie de caracteres que la diferencian de otros bivalvos y que han permitido su adaptación al modo de vida semiinfaunal.

El **manto** no está unido a la concha como ocurre en otras especies con hábitos de vida similares (p. ej. algunos Mytilidae) y por lo tanto es muy retráctil y no existe línea paleal. Tanto en *Pinna nobilis*, donde fue descrita por Czihak y Dierl (1961), como en *P. carnea*, se ha observado una fijación secundaria del manto, que fue designada por Yonge (1953) como los músculos retractores paleales anterior y posterior (Figura 4). La retracción del manto confiere a la familia una enorme capacidad de regeneración ya que prácticamente toda la parte posterior de la concha puede ser reconstruida (Figura 4).

Los Pinnidae también se caracterizan por los **canales de desecho**, unos conductos que recorren el manto en dirección antero-posterior, comenzando en los palpos de la boca y que se continúan hasta contactar con el final postero-dorsal de las branquias, donde éstas se unen con el lóbulo interno del borde del manto, completando la división entre las cámaras inhalante y exhalante. Estos canales permiten la eliminación de pseudoheces y otros desechos de la cámara inhalante, lo que puede ser utilizado para limpiar la cavidad de arena y restos introducidos por el oleaje durante las tormentas antes de cerrar las valvas (Figura 5).

La **glándula preoral** es un órgano del tamaño de un guisante, situado delante de la abertura de la boca y que tiene un poro en el borde del labio superior. Es una glándula tubular cuya función no está clara. Yonge (1953) indica que en *P. carnea* lo más probable es que sea una glándula de desecho cuyos productos irían al canal de desecho y, probablemente, se encargaría de eliminar los productos resultantes del alto metabolismo necesario para la producción del denso biso de los Pinnidae. Czihak y Dierl (1961), por su parte, suponen que en *P. nobilis* se trataría probablemente de una glándula salivar, ya que la apertura de la boca queda prácticamente debajo de la apertura de la glándula.

El **biso** de *Pinna nobilis* ha sido escasamente estudiado y no se ha realizado ninguna descripción exhaustiva del mismo, a pesar del extraordinario desarrollo que el complejo alcanza en esta especie, cuyos filamentos se agrupan por miles y pueden llegar a medir 25 cm de longitud. En las secciones del cuerpo de *P. nobilis* ilustradas por Czihak y Dierl (1961), se muestra como los filamentos del biso están embebidos en los músculos retractores posteriores

del pie hasta su zona de contacto con las valvas, formando dos parejas de paquetes, cada una en cada músculo retractor. Por otra parte, en los pocos trabajos realizados para estudiar su composición, se llegó a la conclusión de que los filamentos de *P. nobilis* ni se ajustan a la clasificación de colágeno ni pueden ser identificados como proteínas tipo α o β (Jackson et al., 1953).

Por último, existe un órgano muy característico y único de la familia Pinnidae, el **órgano paleal**, cuya función ha sido controvertida a lo largo del tiempo. Originalmente se creía que era un órgano limpiador, que se encargaba de extraer los pedazos rotos de la concha que quedaban en la cavidad paleal (Yonge, 1953). Sin embargo, posteriormente, se descubrió en *Atrina pectinata* que se trata de un órgano tigmotrópico y muy secretor, con un pH en su cabeza de entre 2 a 4, por lo que se le supone una función defensiva, protegiendo al animal de la entrada de epibiontes y de ataques de depredadores (Liang y Morton, 1988) (Figura 6).

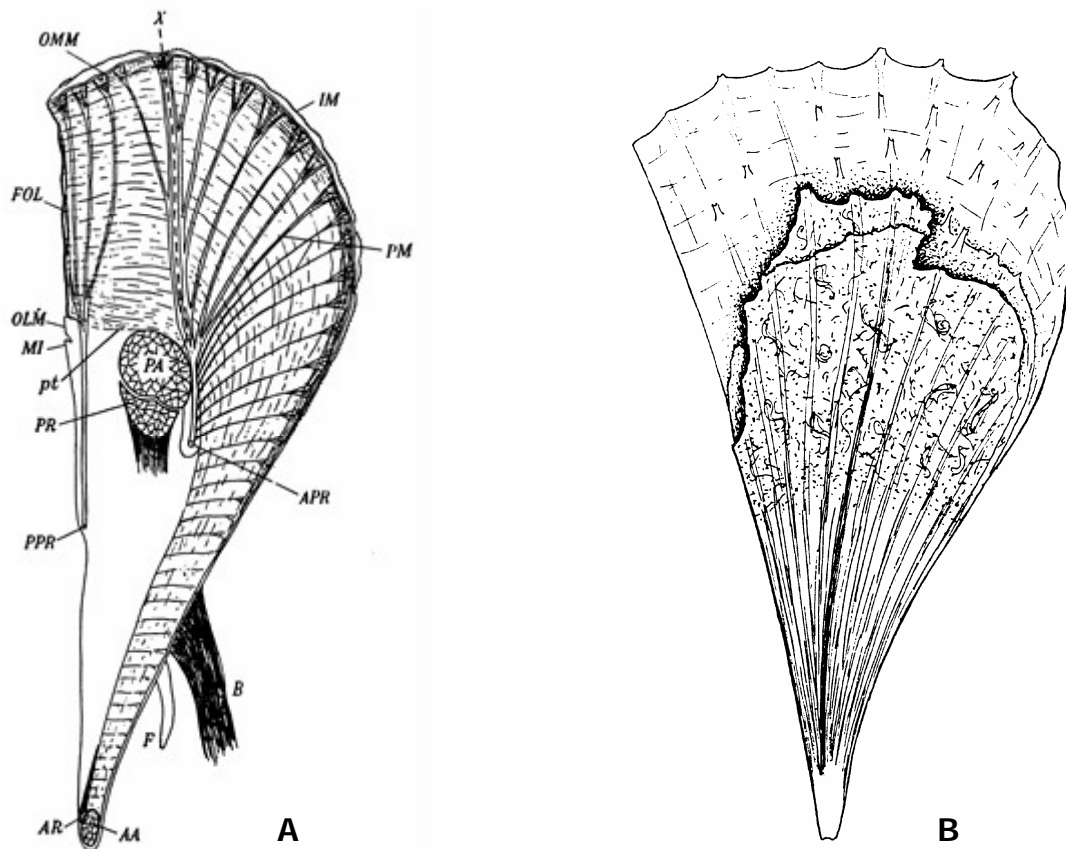


Figura 4. A. APR, músculo retractor paleal anterior. PPR, músculo retractor paleal posterior. B. Ejemplo de reconstrucción de la concha de *P. carnea* con evidencia de la línea de rotura. Modificado de Yonge (1953).



Figura 5. Canales de desecho de *P. nobilis*. Las flechas indican los desechos transportados por los canales. En la parte más posterior del ejemplar puede observarse parte del material de desecho siendo expulsado (flecha amarilla). Escala 2 cm.

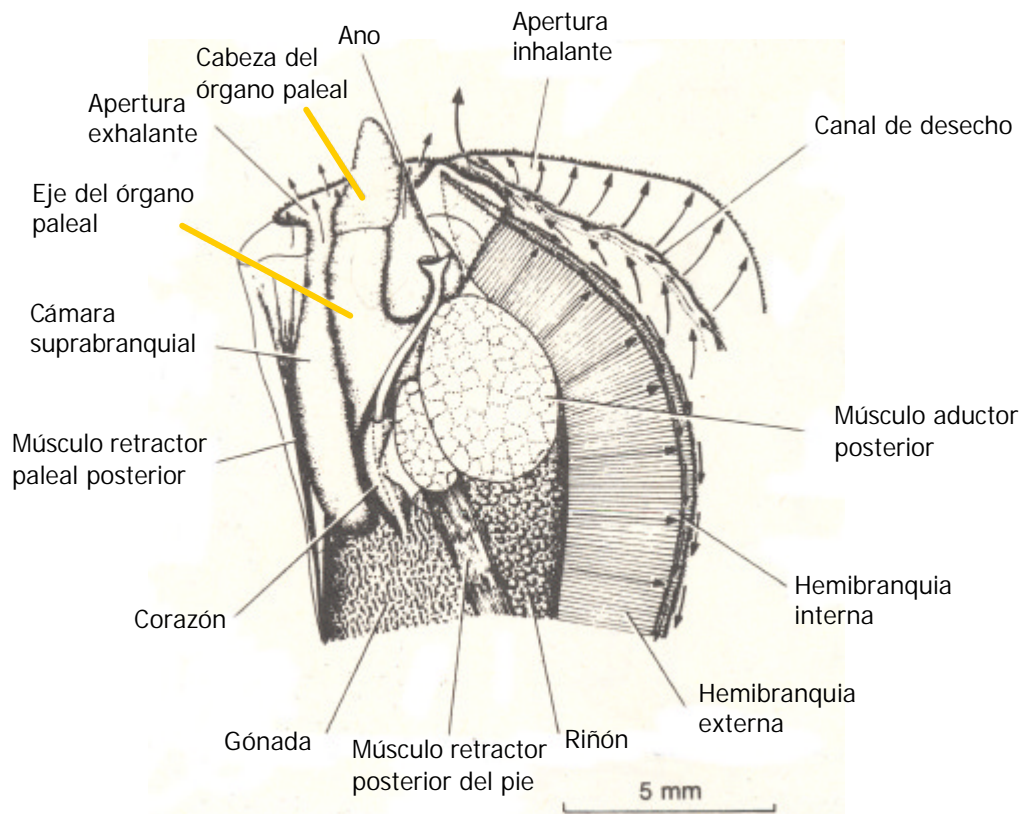


Figura 6. Posición relativa del órgano paleal de *Atrina pectinata* (líneas amarillas), respecto al resto de órganos en la cavidad paleal. Modificado de Liang y Morton (1988)

Asociados a *Pinna nobilis* pueden localizarse varias especies de decápodos comensales, pertenecientes a los géneros *Pontonia* (*P. pinnophylax*) y *Pinnotheres* (*P. pinnotheres* y *P. pisum*), que viven el interior de las valvas (Vicente y Moreteau, 1991, Zavodnik et al., 1991). *Pontonia pinnophylax* suele además presentarse en entequia (Zariquiey, 1968; Richardson et al., 1997).

1.2.1 Morfología construccional de la concha de *Pinna nobilis*.

La concha de los bivalvos se describe matemáticamente en términos de una espiral logarítmica, siendo una de las propiedades fundamentales de este tipo de espiral la posibilidad de incrementar en tamaño sin que sea necesario un cambio de forma. La espiral viene determinada por la dirección de crecimiento en cualquier punto a lo largo del borde de crecimiento del manto y puede ser resuelta básicamente en un componente de crecimiento radial y otro transverso. El componente radial, representado por líneas que radian desde el umbo, actúa en el plano de la curva generatriz (representado por el margen del manto y la concha), mientras que el componente transverso actúa en ángulos rectos respecto a esta curva (Figura 7). La tasa entre estas dos componentes define el ángulo espiral y, por lo tanto, el grado de concavidad de las valvas de la concha. Además de estos dos componentes, muchos bivalvos tienen también un tercer componente de crecimiento que actúa tangencialmente respecto a la curva generatriz, pero en el mismo plano. La componente tangencial produce una espiral turbinada, cuyo crecimiento es el resultado de dos tasas diferenciales de crecimiento, la que actúa perpendicular a la curva generatriz y la que actúa dentro del plano de la curva generatriz.

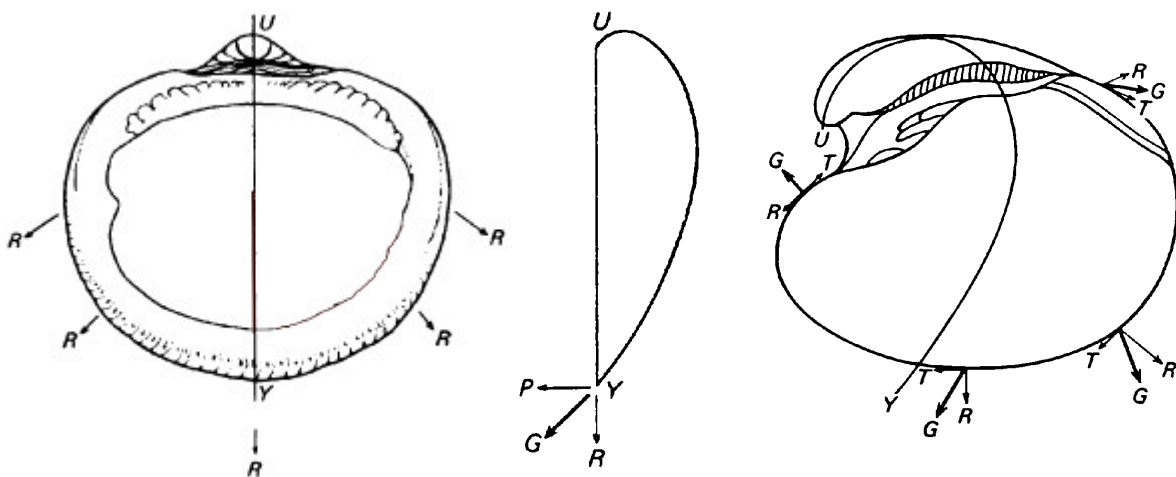


Figura 7. Ejemplos de los diversos componentes de crecimiento del borde de la concha de los moluscos. G, dirección del crecimiento. P, componente transverso. R, componente radial. T, componente tangencial. U, umbo. Modificado de Owen (1953).

Las diferencias morfológicas entre distintas especies de bivalvos resultan de las distintas interacciones entre esos dos sistemas de espirales (Seed, 1980). Actualmente se están realizando importantes avances en la explicación biológica de las supuestas fuerzas que producen las direcciones de crecimiento, a partir del modelo de incrementos apilados propuesto por Lison (1949). Recientemente, Ubukata (2001) ha desarrollado un modelo matemático capaz

de explicar el componente de crecimiento radial y la forma de los moluscos, basándose en la hipótesis de los incrementos apilados y en la idea de que el crecimiento de la concha depende de tres factores independientes: el ritmo de proliferación celular del manto, la tasa de precipitación del material de la concha y el ritmo de traslación de la línea paleal. A partir de estos supuestos, ha sido posible definir un morfoespacio teórico que es consistente con el rango de formas existente en la naturaleza. Cuando estos modelos matemáticos estén completos, contemplando las tres dimensiones de la forma de un bivalvo, será posible parametrizar el crecimiento y la forma de *Pinna nobilis* con modelos matemáticos consistentes con el modo de crecimiento real del molusco.

Para comparar las formas de distintas especies de bivalvos producidas por las interacciones entre los sistemas de espirales, se utilizan dos grandes ejes en el plano sagital, que sirven para describir las fuerzas que actúan sobre el borde de crecimiento del manto: los ejes antero-posterior (AX) y mediano (MX) del cuerpo y los ejes de la charnela (HX) y normal (NX) del manto/concha (Figura 8). El eje AX está representado por una línea dibujada entre la boca y la mitad del músculo aductor posterior; el eje MX por la línea que recorre desde el punto medio dorsal del cuerpo a través de la mitad de la base del pie hasta el punto medio ventral del pie o biso. El eje HX es el eje de movimiento de las valvas y el eje NX está representado por una línea que parte del umbo dorsalmente a través del punto donde la superficie de las valvas alcanza el mayor diámetro transversal, hasta llegar a la zona normal del borde del manto ventralmente. La zona normal es aquella porción de la curva generatriz del manto/concha donde el componente transverso de crecimiento de la concha, en contraste con el componente radial, es el máximo (Yonge, 1953).

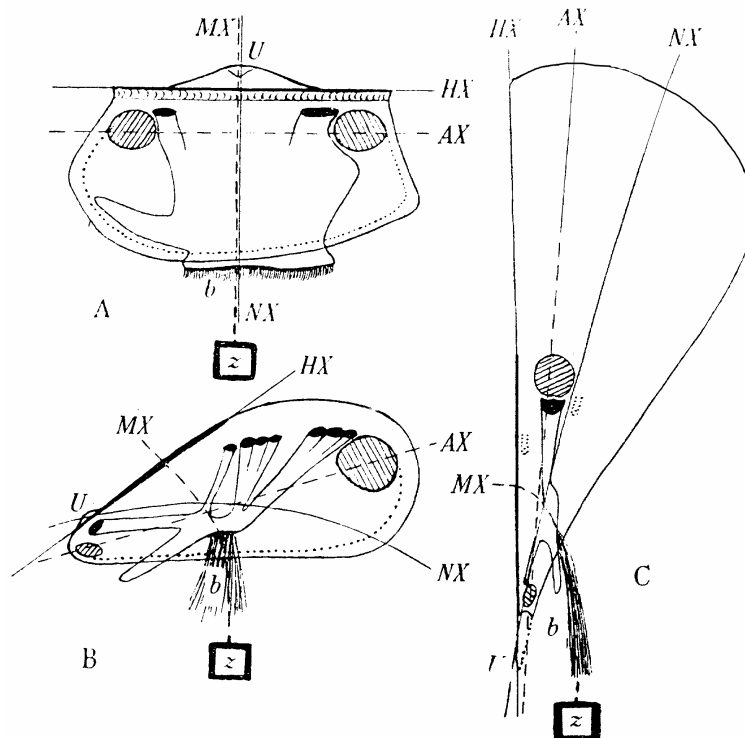


Figura 8. Ejes de la concha de *Arca* (A), *Modiolus* (B) y *Pinna carnea* (C). Modificado de Yonge (1953).

Utilizando estos tres ejes, Yonge (1953) describió la forma de *Pinna carnea* comparándola con *Arca* y *Modiolus*, especies epibentónicas que también viven fijadas mediante los filamentos del biso. Las conclusiones son aplicables a *P. nobilis*, por sus similitudes morfológicas (Figura 8).

En *Arca*, la simetría original permanece invariable con los ejes mayores del plano sagital formando ángulos rectos entre ellos, los ejes AX-HX paralelos entre sí y los MX-NX coincidentes. En *Modiolus*, la mitad anterior del cuerpo se ha reducido y las relaciones entre los ejes varían considerablemente. El eje MX ya no divide el cuerpo en dos porciones similares, mientras que el eje AX se inclina hacia el sustrato. Las modificaciones secundarias del manto/concha producen una inclinación mayor del eje HX que deja de ser paralelo con el AX. Además, el eje MX diverge del eje NX cruzándolo y los extremos de ambos ejes, tanto dorsales como ventrales, se separan considerablemente. La curvatura ventral del eje NX es el resultado de un componente de crecimiento tangencial. Por último, en *Pinna*, la posición del animal con respecto al sustrato ha variado considerablemente ya que no se fija a superficies duras sino que se ancla en sustratos blandos, en los que vive embebida por la parte anterior. Como consecuencia, el eje AX se encuentra paralelo a la dirección del biso, en lugar de perpendicular al mismo. Por lo demás, la forma del cuerpo no es muy distinta a la de *Modiolus*, si no se tiene en cuenta la desarrollada parte posterior de la concha, con el eje MX dividiendo el cuerpo en una región anterior reducida y una posterior desarrollada y con relaciones muy similares entre los ejes AX-HX.

En definitiva, las principales modificaciones en las proporciones del cuerpo de *Pinna* están asociadas con su fijación mediante el biso y explicarían la modificación de la forma hasta un estado similar a *Modiolus*. Los cambios posteriores incluirían una migración más anterior de los umbos, la pérdida de cualquier componente de crecimiento tangencial y una gran extensión posterior del manto/concha que dobla el tamaño del animal y permite una gran extensión posterior del ligamento.

1.2.2 Características microestructurales de la concha.

La concha está formada por calcita y aragonito en dos capas claramente definidas. El periostraco suele ser muy fino y se pierde probablemente tan pronto es formado (Yonge, 1953).

La capa externa es gruesa, formada por prismas poliédricos de calcita, que han sido profundamente estudiados debido a sus peculiares características. En la mayoría de los casos están inusualmente organizados con sus ejes "c" cristalográficos normales a la superficie de la concha (paralelos a la longitud del propio prisma) (Taylor et al., 1969; Carter, 1990). Además, los prismas son más grandes que en cualquier otra familia, alcanzando diámetros de 1 mm. La cantidad de conquiolina embebida entre ellos es muy alta y en diversas especies de la familia Pinnidae se ha demostrado que tras la descalcificación de

la concha permanece una infraestructura orgánica que muestra perfectamente la estructura prismática, casi como en la concha original (Yonge, 1953). Esta gran cantidad de materia orgánica es la que proporciona a la concha su gran flexibilidad. A este respecto, Marin et al. (2003a) han identificado dos fracciones protéicas dentro de esta infraestructura orgánica, una de 35 y otra 17 KDa. Esta última se distribuye tanto en la interfase entre el prisma y la infraestructura orgánica peri-prismática, como en dentro de los prismas, y tiene efectos sobre la formación de los cristales de CO_3Ca , haciéndolos más grandes y generando agregados de policristales en condiciones artificiales.

En *Pinna nobilis* la capa interna está compuesta por nácar aragonítico formado por hojas apiladas "row stack nacre", a diferencia de otros Pinnidae que poseen nácar foliar, y aumenta en grosor anteriormente hasta medir varios milímetros. La extensión de la capa nacarada en la zona anterior tiene valor sistemático, ya que en el género *Pinna* existe una quilla o sulco donde no se deposita, mientras que en géneros más primitivos como *Atrina* esta capa está más desarrollada y la quilla no existe (Figura 9). Se admite que la quilla, así como el nácar en hojas apiladas, también están involucrados en la forma de apertura y cierre de las valvas, ya que permiten una cierta flexibilidad dorso-ventral del conjunto de la valva.

Marin et al. (2000) identificaron una de las proteínas que parece ser un importante componente del nácar de *Pinna nobilis*, a la que llamaron mucoperlina. Se estima que esta proteína puede estar involucrada en la selección del polimorfo de carbonato cálcico (aragonito en este caso).

En la zona de implantación de los músculos aductores se localizan unas manchas formadas por los típicos prismas aragoníticos del miostraco (Taylor et al., 1969).

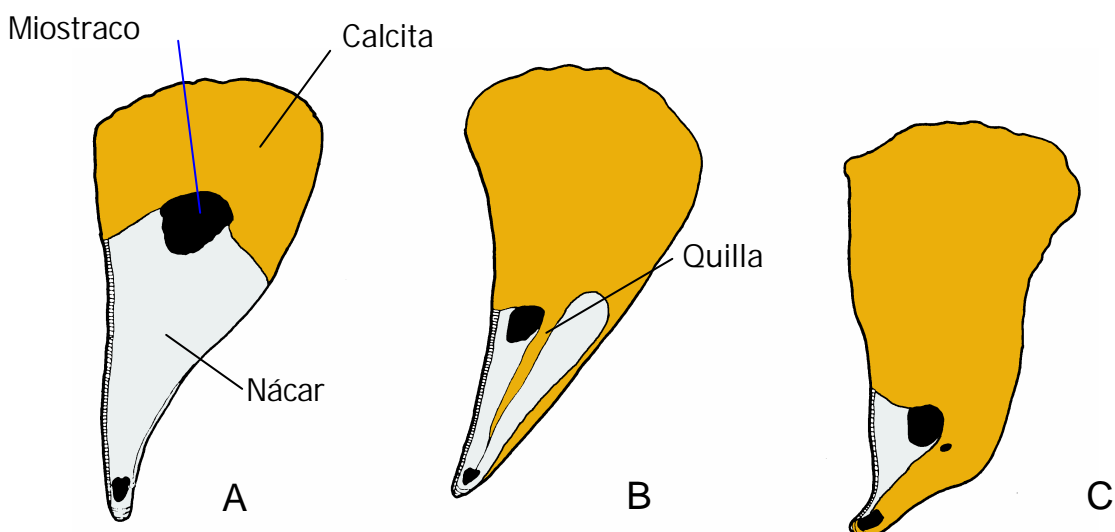


Figura 9. Extensión de los distintos tipos de carbonato cálcico en la concha de distintos géneros de Pinnidae. A, *Atrina*. B, *Pinna*. C, *Servatrina*. Modificado de Taylor et al. (1969).

Se estima que la combinación entre el nácar y la calcita mejora el frenado de roturas. Según Carter (1980), la ventaja mecánica se deriva de la discontinuidad microestructural y de las diferencias en las propiedades mecánicas entre capas adyacentes de calcita y aragonito. Además, el contraste mineralógico entre capas adyacentes incrementa la probabilidad de que fracturas verticales sean deflecionadas horizontalmente. Todo ello puede minimizar las consecuencias de una rotura de la concha tras recibir un impacto. Como se ha dicho anteriormente, los prismas de calcita, tanto por su estructura como por su alto contenido en conchiolina, confieren una gran flexibilidad a la concha, mientras que según Carter (1990), el nácar en columnas permite una gran resistencia a la rotura por impactos y probablemente una cierta flexibilidad direccional a la hora de cerrar las valvas.

La estructura de los límites entre la calcita/aragonito, así como entre el aragonito/miostraco, es un aspecto de la microestructura de la especie que será tratado en conjunto con la descripción del ligamento y de la estructura interna de las marcas del m.a.p., que han sido utilizadas por diversos autores para estimar la edad de los individuos (Vicente et al., 1980; Richradson et al., 1999; 2004), dentro del apartado de resultados y discusión.

1.2.3 Diferencias intraespecíficas en la forma de las valvas.

Existen diferencias morfológicas muy importantes tanto entre individuos adultos como entre juveniles y adultos, por lo que desde las primeras descripciones de *Pinna nobilis* ya se ponía en evidencia la variabilidad de la forma de la concha en esta especie. Según Czihak y Dierl (1961), en las descripciones realizadas por Linneo, la anchura y el color de la concha dependían de lo viejo que era el animal y del lugar donde se encontraba. A los animales más jóvenes, de entre 20 y 30 cm, se les solía llamar *P. nobilis*, mientras que a los más grandes, de unos 60 cm, más gruesos y oscuros, *P. squamosa*. Estos mismos autores describieron dos extremos morfológicos de la concha de *P. nobilis* que llamaron forma *crassa* y *papyracea*. La primera posee el eje máximo de la concha doblado en la parte ventral, la concha es robusta, de color marrón oscuro y con un ancho máximo de aproximadamente 20 cm. Por su parte, la forma *papyracea* no está doblada en la parte ventral, la concha es más fina, con una fuerte descamación en la parte distal, de coloración clara a marrón ocre y con un ancho máximo superior a 30 cm. Según estos autores las espinas faltan en todos los animales viejos, pero se encuentran en todos los jóvenes de ambas formas. La diferencia más importante de ambas morfologías es la curvatura ventral, siendo más difíciles de distinguir las diferencias de coloración, descamación distal, o anchura máxima (Figura 10).

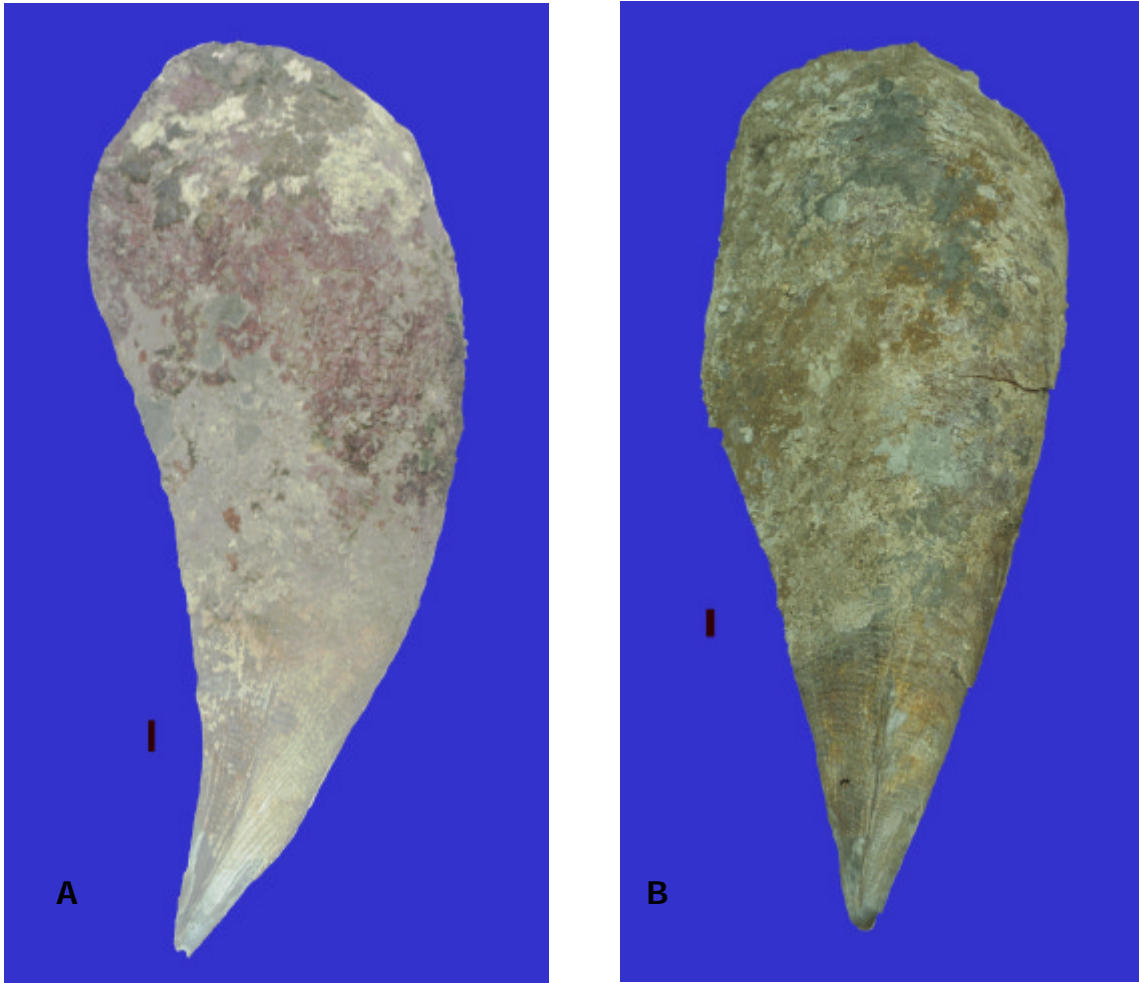


Figura 10. A, Forma *crassa*. B, Forma *papiracea*. Escala 2 cm.

Diferencias morfológicas similares han sido observadas recientemente, incluso entre ejemplares coexistiendo dentro de la misma población (García-March, 2003). Según Moreteau (2003), la existencia de este tipo de diferencias en ambientes dispares, como en una laguna costera o en mar abierto (que son siempre más acusadas que dentro del mismo ambiente) hace necesario el tratamiento morfológico de forma individual para cada población de la especie. No existe hasta la fecha ningún trabajo que explique las causas de este polimorfismo.

Además, Combelles et al. (1986) señalaron la existencia de un fenómeno de ecomorfosis en los individuos juveniles. Cuando estos se localizan al abrigo de las hojas de la pradera, sólo la parte más posterior de la concha posee espinas, siendo el resto liso y transparente. En los ejemplares que viven al descubierto, la concha está recubierta de espinas hasta su inserción en el sedimento. Sin embargo, en el presente estudio se han observado numerosos ejemplares juveniles cargados de espinas tanto dentro como fuera de la pradera.

Según Yonge (1953), los estados progresivos en forma de *Pinna carnea*

durante el crecimiento de la concha solo implicarían cambio en tamaño y las proporciones de la concha se mantendrían constantes desde los primeros estadios (Figura 11). Sin embargo, Seilacher (1982), en Carter (1990), observó que *P. bicolor* cambia ontogenéticamente en la zona anterior de comprimida lateralmente a casi cuadrada en sección transversal, probablemente debido al retraimiento de la conquiolina en la capa nacarada. Carter (1990) ha sugerido que es más probable que el cambio en forma se deba a la presión del sustrato en los márgenes antero-ventrales de la concha, ayudado por la flexión de la concha a lo largo del eje antero-posterior en el nácar. En *P. nobilis* también se observa un cambio morfológico similar entre juveniles y adultos (obs. pers.), pero no se ha demostrado hasta la fecha cual es el mecanismo de dicho cambio de forma en sección transversal.

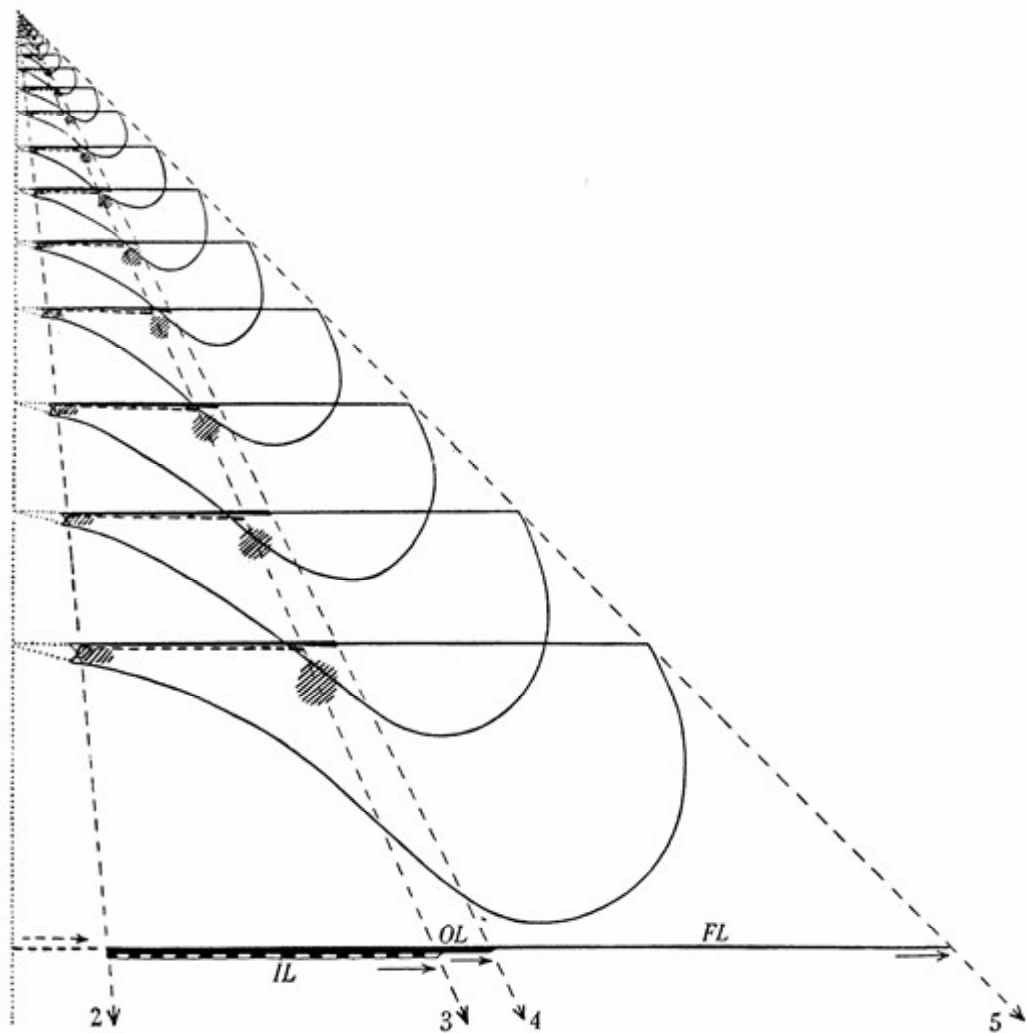


Figura 11. Evolución en la forma de la concha a lo largo de la ontogenia de *Pinna carnea*. Se puede observar como la forma de la concha permanece invariable durante toda su vida. Modificado de Yonge (1953).

En el apartado de resultados y discusión del presente estudio se discutirán diversos aspectos ligados a la morfometría de la especie, haciendo especial énfasis en la evolución morfológica durante la ontogenia.

1.2.4 Regeneración de la concha.

A diferencia de otros bivalvos, la posibilidad de retracción de los lóbulos del manto de los Pinnidae permite que toda la extensión posterior de la concha, constituida enteramente por prismas de calcita, pueda ser reconstruida en caso de ser dañada. El deterioro de la concha es muy común en la parte posterior expuesta al medio y, de hecho, en *Pinna carnea* casi todas las conchas muestran señales de reparación en esta zona (Yonge, 1953). La concha puede ser parcialmente renovada en muy poco tiempo y se estima que *P. carnea* puede reconstruir más de 1 cm de concha al día. La reconstrucción se inicia disponiendo el margen del manto sobre la rotura y depositando posteriormente nuevas capas de concha que crece en dirección posterior (Grave, 1911, en Yonge, 1953). Experimentos realizados en acuario con juveniles dañados de *P. nobilis* han mostrado una secuencia de eventos en la reconstrucción de la concha que se pueden resumir en i) crecimiento de las valvas hasta que estas pueden ser cerradas y ii) engorde de las mismas con ralentizamiento importante del crecimiento aunque no se haya alcanzado la talla original. Además, la velocidad de reconstrucción de la concha es inferior aunque sigue siendo alta (2,5 cm en 11 días y 4 cm en 36 días) (De Gaulejac, 1990). Al final del proceso la reconstrucción de las regiones rotas de la concha es completa, aunque con la línea de fractura persistiendo en forma de un reborde irregular a través de la superficie de cada valva (Yonge, 1953) (Figura 4). A menudo se han observado juveniles fuertemente dañados que han reconstruido la concha desechando gran parte de la calcita depositada previamente (Vicente, 2003; obs. pers.) (Figura 12).

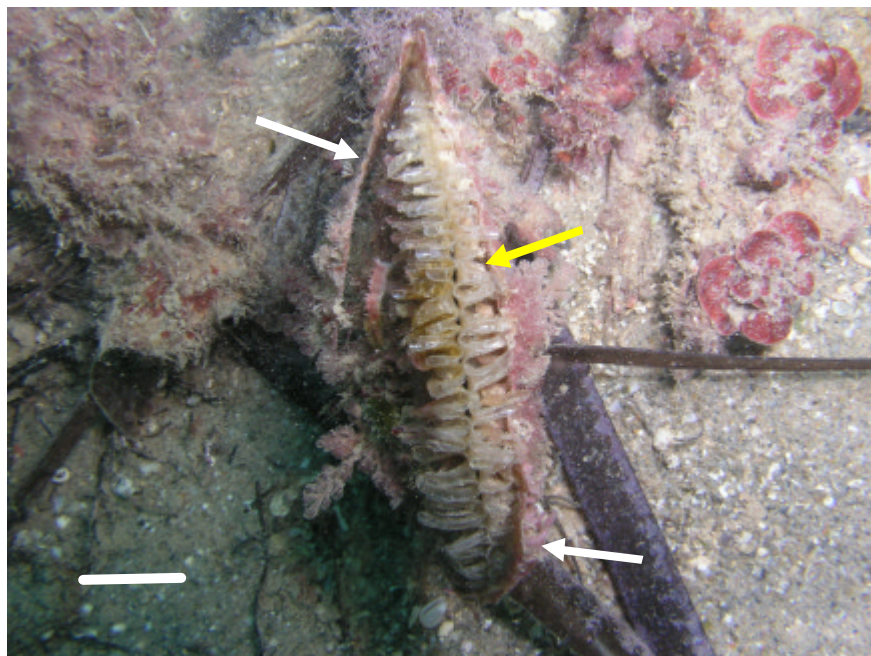


Figura 12. Ejemplo de concha regenerada tras una severa agresión a la porción posterior. Se puede observar como la nueva concha mantiene la estructura típica de un juvenil, pero su tamaño es muy inferior al original, lo que demuestra las excepcionales posibilidades plásticas de la especie a la hora de regenerar las valvas. Las flechas blancas señalan los restos de la concha vieja, mientras que la amarilla la nueva. Escala 2 cm.

Según Yonge (1953), una consecuencia curiosa de la retirada del manto cada vez que un ejemplar sufre una agresión en su zona posterior sería la frecuente duplicación e incluso multiplicación de las capas del ligamento (Figura 13). La considerable retracción del manto, contenido sólo por los músculos aductor y retractor paleales posteriores, prolongada en el tiempo como sería el caso si la concha fuera extensivamente dañada, tendría como resultado que la secreción se produciría en la zona donde se sitúan los tejidos retraídos. Se depositaría un nuevo ligamento compuesto por una nueva capa externa e interna, con un nuevo "ligamental ridge" y con una nueva capa de nácar adyacente a él. En los ejemplares de la colección de *Pinna nobilis* del Laboratorio de Biología Marina de la Universidad de Valencia, con los que se ha trabajado en el presente estudio, también se ha observado la existencia de múltiples ligamentos, pero se han detectado diferencias importantes en la génesis de estas nuevas estructuras, con respecto a lo sugerido por Yonge, que serán explicadas posteriormente en el apartado correspondiente.

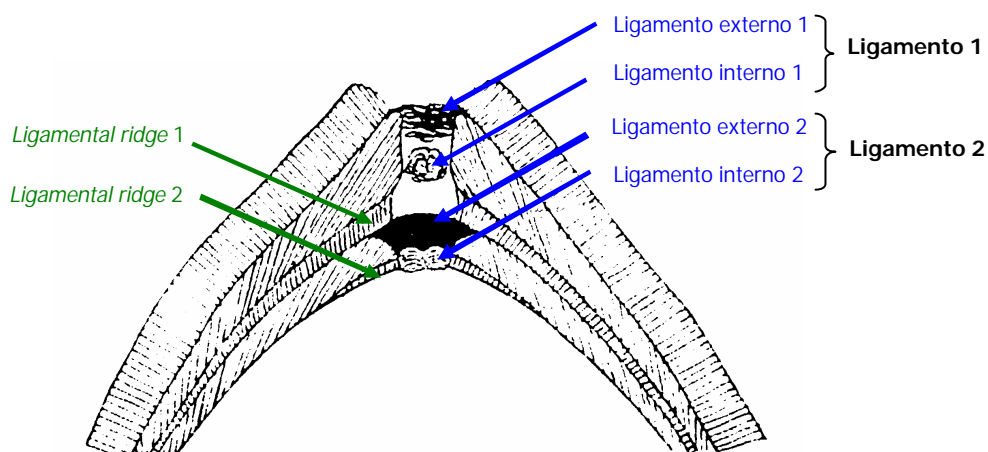


Figura 13. Ejemplos de múltiples ligamentos de *Pinna carnea*. Modificado de Yonge (1953).

La parte anterior del animal también puede dañarse por roturas o desgaste. En *Pinna*, el animal se desplaza gradualmente por la concha en dirección posterior según va creciendo y con el cuerpo se desplazan los dos músculos aductores. En todos los ejemplares el extremo anterior de la concha es erosionado por la fricción con el sustrato producida según el animal se entierra al crecer. El manto produce una serie de láminas en el ápice anterior de la concha para proteger al músculo aductor anterior en cada estado de crecimiento y, como consecuencia, el extremo anterior de la concha muestra una serie de *loculi* formados por dichas láminas temporales (Figura 14). Además, mientras que la fijación pueda ser mantenida y las valvas puedan abrirse posteriormente, los animales pueden soportar gran cantidad de daño en esta zona. Jackson (1890) y Stenta (1927), en Yonge (1953), describen dos ejemplares, uno de *Atrina saccata* y otro de *P. nobilis* respectivamente, en los cuales la zona anterior había sido fuertemente dañada, pero la concha había sido reconstruida y los individuos habían sobrevivido. En el individuo de *A.*

saccata, los bordes dorsal y ventral de las valvas estaban unidos de forma que se había producido una concha tubular. En el caso *P. nobilis*, el ápice de la concha, incluyendo el aductor anterior, había sido destruida. Los lóbulos del manto habían construido una partición de la concha y el ejemplar pudo sobrevivir. Stenta (1927), en Yonge (1953), consideró que la pérdida del aductor anterior había sido sustituida por la fijación de filamentos del biso a la valva derecha. Sin embargo, Yonge (1957) afirma que nada evita que un ejemplar pueda vivir normalmente sin el aductor anterior, siempre y cuando el cuerpo no esté dañado seriamente, las valvas puedan cerrarse posteriormente y las corrientes normales de respiración y alimentación puedan ser mantenidas.

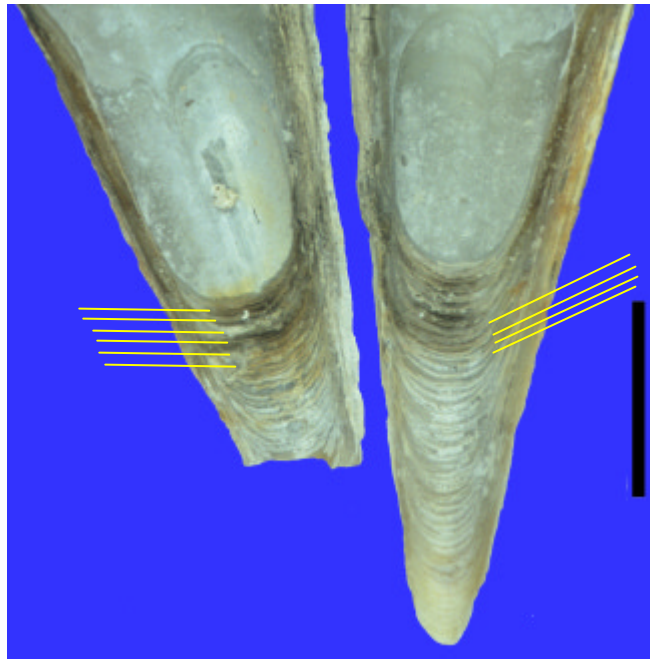


Figura 14. Ejemplos de los *loculi* observados en la parte anterior de la cara interna de las valvas. Las flechas amarillas marcan una corta secuencia de *loculi*, que se continúan hasta la parte más anterior. Escala 2 cm.

La reconstrucción de la concha tras una agresión anterior, así como sus consecuencias en la morfología final de las valvas, serán tratados con mayor profundidad en el apartado de resultados y discusión de la presente memoria.

1.3 Distribución geográfica.

Aunque existe poca información detallada sobre la distribución geográfica de *Pinna nobilis*, debido al escaso número de estudios ecológicos realizados sobre la especie, está ampliamente aceptado y avalado por numerosas observaciones, que es una especie ampliamente distribuida por todo el Mediterráneo, en fondos de sustratos blandos, desde aguas muy someras hasta 60 m de profundidad (Vicente, 1990; Templado et al., 2004; obs. pers.).

1.3.1 Distribución geográfica y hábitats ocupados por la especie en el Mediterráneo.

En la cuenca occidental *Pinna nobilis* se localiza principalmente dentro de la pradera de *Posidonia oceanica*, aunque también se encuentra en praderas de *Cymodocea nodosa*, principalmente en el interior de lagunas costeras como la laguna del Mar Menor (Murillo, 1995) y la laguna de Diana (De Gaulejac y Vicente, 1990), y de *Zostera marina* en la Mar Chica de Melilla (<http://hee.ouvaton.org>), así como en fondos detríticos costeros con maërl y en facies de sustitución de *Cymodocea* o *Posidonia*, con fondos enfangados con cobertura de *Caulerpa prolifera* o de algas esciáfilas con concrecionamiento biológico, respectivamente (García-March 2003). Templado (2001) no ha localizado ningún ejemplar de la especie ni en Ceuta ni en la isla de Alborán, aunque la especie es común en las islas Chafarinas, con una densidad de 3,3 individuos/100 m², donde convive dentro de la pradera con *P. rudis* en una relación de 4,6:1 (Guallart, 2000).

En la cuenca oriental se encuentra también principalmente dentro de las matas de fanerógamas marinas. En las costas croatas del mar Adriático es común en las praderas de *Posidonia oceanica* y *Cymodocea nodosa*, donde se pueden localizar poblaciones con gran número de individuos en las lagunas generadas por las numerosas islas (Šiletic y Peharda, 2003). En la cuenca levantina (costas libanesas) se localiza entre las hojas de *Zostera marina*. Además, en esta zona Camille (1996) ha detectado un fenómeno de enanismo de los ejemplares, que relaciona con la escasez de nutrientes de esta zona de la cuenca mediterránea y los acusados valores de las máximas estivales. Demir (2003) ha localizado ejemplares en el mar de Marmara, mientras que en las costas tunecinas se han desarrollado recientemente estudios más generalizados y la especie se localiza entre las hojas de *P. oceanica* y en todas las lagunas costeras con influencia de las corrientes marinas (Zaouali, 2003). En el Mar Egeo también se localizan densas poblaciones, en algunos casos con hasta 5 individuos/m², en matas de *P. oceanica* situadas en zonas abrigadas como los Golfos de Geras y de Kaloni, en la isla de Lesbos (Catsiki y Katsilieri, 1992;

Catsiki et al., 1994). Los datos de poblaciones en el mar Tirreno indican una ocupación de hábitats similar a como ocurre en la cuenca occidental, habiéndose descrito recientemente una densa población dentro de una mata muerta de *P. oceanica* con *C. prolifera* (Porcheddu et al., 1998).

Existen citas antiguas de *Pinna nobilis* en las costas de Marruecos y Portugal, que pueden ser confusiones con otras especies del género (Templado, 2002) y en el Golfo de Vizcaya (Borja y Muxica, 2001), aunque esta última está pendiente de confirmar, tanto por la distribución batimétrica de las observaciones (>100 m), como por el hecho de que no se conserva ninguna muestra.

En la mayoría de los casos se ha observado una disminución acusada en la densidad de individuos y la regresión de numerosas poblaciones por toda la cuenca mediterránea. Sin embargo, principalmente en golfos, bahías abrigadas y lagunas con influencia marina, es común que se detecten explosiones de individuos con poblaciones que alcanzan grandes densidades y que reúnen numerosas generaciones en periodos de tiempo muy cortos (De Gaulejac y Vicente, 1990; Vicente, 1990; Catsiki y Katsilieri, 1992; Catsiki et al., 1994; Siletic y Peharda, 2003; obs. pers.). Estas poblaciones suelen encontrarse en zonas con poco hidrodinamismo, un cierto aporte de materia orgánica, ya sea de origen natural o antrópico y un cierto enfangamiento de la cuenca, pero con una resuspensión limitada del material depositado en el fondo, por el carácter abrigado de las aguas.

1.3.2 Distribución geográfica y hábitats ocupados en el Mediterráneo Ibérico.

Una descripción detallada puede encontrarse en García-March (2003). Aquí se apuntarán algunos de los detalles más relevantes de la distribución de la especie en las costas mediterráneas ibéricas.

La especie suele localizarse principalmente en praderas de *Posidonia oceanica*, aunque como se ha dicho anteriormente para la cuenca occidental del mar Mediterráneo, también se la puede encontrar en fondos detríticos costeros con maërl, como en la Foradá (islas Columbretes) o Formentera (islas Baleares). En el golfo de Valencia se pueden localizar esporádicamente algunos ejemplares de gran tamaño en fondos enfangados con cobertura de *Caulerpa prolifera*, o entre algas esciáfilas con concrecionamiento biológico que han sustituido las praderas de *Cymodocea nodosa* y *P. oceanica* que previamente ocupaban estos fondos.

En las praderas de *Posidonia* situadas al sur del cabo de San Antonio y en las islas Baleares existen densas poblaciones de *Pinna nobilis* que pueden llegar hasta los 15 individuos/100 m² en algunas localidades, como en Moraira o Cabrera, aunque lo más común es que las poblaciones sufran algún tipo de impacto y en numerosas zonas se hayan retirado de los fondos someros, siendo muy difícil localizar individuos a menos de 3 m de profundidad. La densidad de

individuos disminuye, sobre todo, en aquellas zonas donde el impacto de la actividad antrópica sobre las comunidades bentónicas es más notorio, como en las proximidades de ciudades como Denia, Jávea, Calpe, Altea, Villa Joiosa, Alicante o Cartagena (obs. pers.). Concretamente, al sur del Cabo de San Antonio y en la playa del Tangó, en Jávea y en Sierra Helada, en Benidorm, se ha podido observar directamente como el efecto de los emisarios submarinos se ha dejado notar tanto sobre las praderas de *P. oceanica*, como sobre las poblaciones de *P. nobilis*, ya que éstas poseen un escaso número de individuos adultos, habiéndose localizado valvas de ejemplares muertos de grandes dimensiones (AAVV, 2003; obs. pers.).

Un poco más al sur, la disminución de la presión antrópica permite la existencia de praderas de *Posidonia* en un excelente estado de conservación así como de poblaciones de *Pinna nobilis*, siendo una especie común en Murcia, donde también se la localiza con abundancia de individuos de gran tamaño en el Mar Menor (Calvín-Calvo, 1999; 2001; obs. pers.) y en Almería (Templado, 2001). Entre La bahía de Almería y el cabo de Gibraltar, la especie se hace mucho más escasa, siendo más común observar individuos de *P. rudis* (García-Gómez, 1983; Templado, 2001).

Al norte del golfo de Valencia, a excepción de las Islas Columbretes, donde existen poblaciones en buen estado sobre praderas de *Cymodocea nodosa* y fondos de maërl (Templado, et al., 2002; obs. pers.), la especie es escasa en una gran extensión del litoral (Templado, 2001), hasta las islas Medas, en Cataluña, donde todo hace suponer que pueden localizarse densas poblaciones (Ros et al., 1984).

1.4 Distribución espacial.

Los escasos datos existentes al respecto parecen indicar que se distribuye de forma contagiosa (Combelles et al., 1986) formando metapoblaciones, es decir, poblaciones con escasa densidad de individuos a lo largo de amplias superficies, generalmente 1 ejemplar/100 m², entre las cuales se intercalan otras de mayor densidad, que pueden llegar a alcanzar los 16 ejemplares/100 m² (Zavodnik et al., 1991; Vicente, 1990; Butler et al., 1993; Ramos, 1998). Excepcionalmente, se han llegado a observar agrupaciones mayores de hasta 5 ejemplares/m² en algunas bahías abrigadas y lagunas litorales (De Gaulejac y Vicente, 1990; Catsiki y Catsilieri, 1992; Siletic y Peharda, 2003), probablemente producidas por fenómenos de reclutamiento favorables combinados con condiciones hidrodinámicas óptimas y aportes de alimento suficientes para mantener estas excepcionales densidades de individuos.

De cualquier modo, cuando se estudia la distribución espacial de una especie, la detección de una distribución contagiosa depende de la escala a la que se observa esta distribución con respecto al tamaño de las unidades de muestreo (Elliott, 1983). En el Parque de Port Cros se realizaron largos transectos mediante los cuales se cubrió una superficie aproximada de 10.000 m² (Combelles et al., 1986), siendo posible la detección de manchas de individuos con importantes variaciones en su densidad. Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado cuál es la distribución espacial de *Pinna nobilis* dentro de las manchas de individuos o "metapoblaciones" y no se conoce si en estas zonas los ejemplares se disponen en pequeños grupos, se distribuyen uniformemente, o siguen un patrón de distribución aleatoria. Este aspecto será tratado en mayor detalle en el apartado correspondiente de Resultados y Discusión.

Por otra parte, numerosos autores han descrito una peculiar distribución espacial que se caracteriza por la existencia de un mayor número de individuos de pequeño tamaño en cotas más superficiales (Zavodnik, 1967; Vicente, 1990) y por la orientación preferente de las valvas en algunas situaciones (Combelles et al., 1986; Vicente et al., 1989). Se ha sugerido incluso la posibilidad de que los ejemplares juveniles se implanten en cotas más superficiales y se vayan desplazando hacia zonas más profundas según van creciendo (Moreteau y Vicente, 1982; Vicente, 1990; Vicente y Moreteau, 1991; Barberá et al., 1996). También se ha sugerido la posibilidad de que exista una mayor mortalidad de los ejemplares adultos en zonas superficiales y de que existan morfotipos distintos, influenciados por algún factor ligado a la profundidad, que produciría tasas de crecimiento distintas dependiendo de la profundidad de implantación y,

como consecuencia, la existencia de ejemplares enanos en cotas superficiales (García-March, 2003). En el apartado 3.3 de Resultados y Discusión se aportan nuevos datos a este respecto y se comparan las distintas ideas propuestas hasta el momento, a la luz de los nuevos datos obtenidos.

1.5 Ecología trófica.

Según Butler et al (1993), *Pinna nobilis* es una especie suspensívora adaptada a medios con escasez de alimento, que suele aparecer en zonas con aguas limpias y está ausente en áreas con severas perturbaciones del sedimento. La adaptación del mecanismo de selección de partículas en las branquias y palpos labiales podría ser la responsable de las limitaciones en el rendimiento de la filtración de partículas en zonas con exceso de hidrodinamismo o de depósito de partículas. La extraordinaria adaptación de los palpos de distintas especies de bivalvos ha sido estudiada por Foster-Smith (1978), poniendo de manifiesto la complejidad de los mecanismos de selección de partículas y, por lo tanto, la importancia de su función. Presumiblemente, los palpos de *P. nobilis* no serían capaces de eliminar satisfactoriamente el exceso de partículas introducidas por la corriente inhalante y, en medios con demasiadas partículas en suspensión, se produciría un colapso del sistema digestivo, como ocurre con *Ostrea* (Foster-Smith, 1978). Por otra parte, Hippeau-Jaquotte (1972) sugirió que los miembros de la familia Pinnidae podrían obtener parte de los recursos alimenticios a partir de la resuspensión de material bentónico, ya que una cantidad considerable de foraminíferos ingeridos por *P. nobilis* eran ejemplares de origen epífita, resuspendidos después de haberse depositado en el fondo, por lo que es posible que ciertos niveles de resuspensión sean favorables para la especie.

Algunos datos más concretos referentes al posible origen del alimento de la especie se pueden encontrar en los estudios realizados por Kennedy et al. (2001). En dichos trabajos se cita la existencia de una mayor similitud entre las proporciones de los isótopos de carbono estable (δ^{13}) entre *Pinna nobilis* y las algas epífitas situadas sobre las hojas viejas de *Posidonia oceanica*, que entre *P. nobilis* y otras posibles fuentes de carbono, como la materia orgánica particulada de origen terrestre, las hojas jóvenes de *P. oceanica* o las algas macrófitas. Esta similitud sugiere que las algas epífitas - en forma de detritos - serían una parte importante de su fuente de carbono. Asimismo, la proporción es similar a la encontrada en el crustáceo *Ponthonia pinnophylax*, común dentro de las valvas del molusco (Richardson et al., 1997), por lo que las dos especies ocuparían niveles tróficos similares y tendrían una relación de comensalismo. Sin embargo, sería necesario realizar un estudio microscópico del contenido estomacal de diversos individuos para comprobar la coincidencia de los datos bioquímicos con las observaciones visuales.

La ecología trófica de los juveniles con una longitud antero-posterior inferior a 10 cm es la menos conocida, ya que viven prácticamente enterrados en el sedimento. Para esta clase de edad Butler et al. (1993) sugirieron una

alimentación de origen detritívoro. Sin embargo, *P. nobilis* no posee palpos ni sifones que puedan servirle en este tipo de alimentación y las conchas más adaptadas para una vida infaunal son las compuestas por aragonito principalmente (Taylor y Layman, 1972), mientras que los juveniles de *P. nobilis* poseen una concha muy delicada formada por calcita casi en su totalidad (obs. pers.). Por ello, es necesario ser cautelosos sobre el modo de alimentación de este grupo de tamaño, mientras no se desarrollen nuevos estudios que permitan determinar cuál es su verdadera fuente de alimento.

1.6 Crecimiento.

El crecimiento *in situ* es uno de los parámetros poblacionales menos conocidos de la biología de *Pinna nobilis* y será tratado con mayor detalle en el apartado 3.3.4.2 de Resultados y Discusión.

Yonge (1953) divide la concha de *Pinna carnea* en cuatro regiones de crecimiento, en relación con las superficies de generación del ligamento. En la más anterior hay una pérdida progresiva de concha según se van retrayendo los tejidos del manto (1-2 de la Figura 11). La segunda región (2-3) se corresponde con la zona del istmo del manto que secreta el ligamento interno. La tercera región (3-4) con aquella del epitelio del manto externo que secreta el ligamento externo. Finalmente, la cuarta región (4-5) se corresponde con los lóbulos externos del manto fusionados que secretan la parte más posterior de la concha. La deposición de las capas de prismas se produce por adición de nuevas láminas en la cara interna de la concha. A diferencia de la mayoría de los moluscos, la deposición de nuevas capas se prolonga durante un largo periodo de tiempo y la capa de prismas es engordada paulatinamente en sentido anterior hasta el momento en que es recubierta por la capa interna (Figura 15).

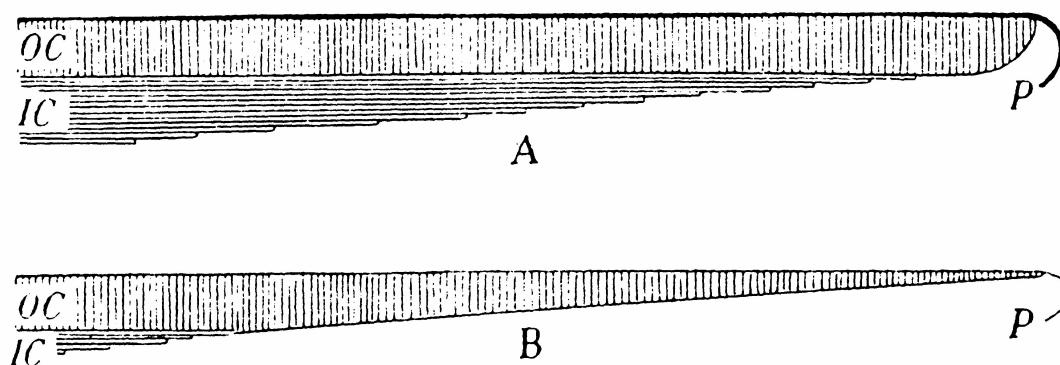


Figura 15. A, crecimiento típico de los moluscos en el borde del manto. B, crecimiento de la calcita en *Pinna nobilis* según Yonge (1953). IC, capa de nácar. OC, capa de calcita. Modificado de Yonge (1953).

Según Kennedy et al. (2003), parece haber un cese o reducción considerable del crecimiento cuando las temperaturas están en sus valores mínimos y máximos. Sin embargo, durante los primeros años, parece que los ejemplares depositan concha durante la mayor parte del año, pero después

depositan calcita durante periodos de tiempo cada vez más cortos (3 ó 6 meses), produciéndose un enfoque gradual del crecimiento hacia un periodo de tiempo más corto según envejece el animal. No está clara la causa de esta reducción en el periodo de crecimiento, aunque existen indicios de que la progresiva utilización de recursos para la reproducción, en lugar de para el crecimiento, podría ser la causante.

Se han utilizado diversos métodos para establecer los parámetros de crecimiento de la especie. Moreteau y Vicente (1980) utilizaron las impresiones del m.a.p. en la cara interna de la concha para desarrollar una ecuación de Von Bertalanffy a partir de los ejemplares muertos hallados en Port Cros. Para obtener los parámetros matemáticos utilizaron los diagramas de Ford-Walford, suponiendo que cada una de las marcas correspondía con el mismo periodo de tiempo. Es necesario estimar el tamaño que tendría cada ejemplar cuando depositó cada marca utilizando los datos teóricos obtenidos a partir de una regresión entre la marca más nueva y el tamaño total del individuo. Con estos datos se describió la primera ecuación de crecimiento para *Pinna nobilis*:

$$L = 86,3 (1 - e^{-0,0525 (t + 0,222)})$$

Manejando una hipótesis similar, Richardson et al. (1999) establecieron una secuencia temporal de un año entre las marcas del m.a.p., utilizando el contenido en isótopos estables de oxígeno ($^{18}\text{O}:^{16}\text{O}$) de la concha y han sugerido que cada marca supone un año de crecimiento, teniendo en cuenta que la primera y, en algunos casos, la segunda marca pueden ser no registradas o perdidas durante la ontogenia de los animales. Mediante una ecuación similar a la utilizada por Moreteau y Vicente (1980), se estima el tamaño de cada ejemplar cuando depositó cada marca, lo que proporciona una secuencia de tamaño-edad para cada uno de ellos, que puede ser utilizada para desarrollar la ecuación de crecimiento. Con estos datos realizaron una serie de ecuaciones para ejemplares localizados en poblaciones cercanas entre sí:

Aguamarga:

$$L = 49,41 (1 - e^{-0,21 (t + 0,08)})$$

Rodalquilar:

$$L = 45,27 (1 - e^{-0,28 (t + 0,07)})$$

Carboneras:

$$L = 68,98 (1 - e^{-0,22 (t + 0,11)})$$

Posteriormente, García-March et al. (2002) realizaron una primera aproximación de los parámetros de crecimiento de una población utilizando los modelos matemáticos desarrollados para los estudios de marca-recaptura (Fabens, 1965), a partir de las medidas *in situ* de los individuos vivos en la población localizada en Moraira (Alicante):

$$L = 67,13 (1 - e^{-0,006t})$$

Más recientemente, en el Parque Nacional de Mljet (Croacia), Siletic y

Peharda (2003) han realizado un estudio de crecimiento a partir de las medidas *in situ* de tamaños totales, utilizando los diagramas de Gulland-Holt, donde las tasas de crecimiento se representan frente a las tallas medias, con el siguiente resultado:

$$L = 72,31 (1 - e^{-0,16t})$$

Igualmente para el Mar Adriático, Richardson et al. (2004) han realizado una nueva estima de crecimiento a partir de los datos obtenidos de las marcas del m.a.p., del análisis de los isótopos estables de oxígeno d^{18} , y de las proporciones entre Mg:Ca y Sr:Ca de la concha. De nuevo, detectaron diferencias considerables según las localidades estudiadas:

Lago Veliko:

$$L = 59,3 (1 - e^{-0,331t-0,831})$$

Lago Jezero:

$$L = 49,5 (1 - e^{-0,369t-0,788})$$

Bahía de Mali Ston:

$$L = 59,9 (1 - e^{-0,3806t-0,463})$$

En todos los casos, tanto en costas españolas, como francesas y croatas, se evidencian diferencias considerables tanto en la velocidad de acercamiento al tamaño asintótico como en los tamaños máximos existentes entre las distintas poblaciones. Como consecuencia, cualquier estudio de crecimiento tiene un carácter local y los resultados no son extrapolables entre distintas poblaciones. Además, la utilización de las marcas del m.a.p. para realizar las estimas de crecimiento de una población, utilizado en la mayoría de las ecuaciones, es un aspecto delicado que debe ser estudiado en relación a las diferencias morfológicas intraespecíficas dentro de una misma población mencionadas anteriormente, tanto entre individuos adultos como entre juveniles y adultos, ya que estas diferencias pueden producir imprecisiones en las estimas de crecimiento finales. Este aspecto será estudiado en profundidad en los próximos apartados.

Inicialmente, uno de los objetivos del presente proyecto de Tesis Doctoral consistía en utilizar las posiciones de las marcas del m.a.p., según los criterios establecidos por Richardson et al. (1999; 2004) y desarrollar un estudio comparado entre las estimas de crecimiento realizadas *in situ* y en el Laboratorio. De esta forma se pretendía establecer un método general que permitiera desarrollar tablas de crecimiento y edad de *Pinna nobilis* sin la necesidad de efectuar muestreos con escafandra autónoma, ni estudios de la proporción de los elementos contenidos en las valvas. Sin embargo, a la hora de aplicar la metodología propuesta por los autores anteriormente mencionados a un grupo de individuos de la misma población y rango batimétrico, se pudo comprobar que existía un grado de variabilidad demasiado alto en las posiciones del m.a.p. entre ejemplares, que introducía errores muy importantes en los cálculos. Este hecho hizo suponer que las valvas podían estar reflejando los efectos de algún tipo de factor ambiental no considerado hasta el momento,

que estaba aumentando la variabilidad en las distancias de las marcas m.a.p. al ápice de la concha. Por lo tanto, se consideró prioritario realizar un estudio previo que permitiera estimar, en la medida de lo posible, las causas de estas variaciones y establecer una correlación más exacta entre las marcas del m.a.p. y la edad de los individuos.

1.7 Reproducción.

El escaso gasto en reproducción de *Pinna nobilis* se concentra entre los meses de marzo y septiembre. Durante este periodo la gónada sigue un proceso de hermafroditismo sucesivo con maduración asíncrona en el cual la diferenciación de los gametos masculinos y femeninos se realiza a partir de protogonias situadas en los muros internos de los acinos (De Gaulejac, 1995; De Gaulejac et al., 1995a; 1995b). Una vez realizada la freza se produce la fecundación externa y tras un periodo de entre 5 y 10 días la larva se fija al fondo (De Gaulejac y Vicente, 1990). El corto periodo de vida planctónica, ligado al escaso gasto en reproducción de los adultos, sugiere que su capacidad de dispersión es reducida y que la recuperación de zonas donde las poblaciones de esta especie se han extinguido completamente puede ser muy lenta (Butler et al., 1993).

1.8 Líneas de investigación sobre *Pinna nobilis*.

Actualmente se están realizando controles y seguimientos de algunas poblaciones dispersas en las costas mediterráneas de distintos países. En Francia, por ejemplo, se está realizando el seguimiento de las poblaciones del Parque Nacional de Port Cros, de las Reservas Naturales de Scandola, Cerbère-Banyuls y Bagna y del Parque Marino de la Costa Azul y del Lugar de Interés Comunitario (LIC) de "Posidonies du Cap d'Age", dentro de zonas protegidas por la legislación francesa y del archipiélago de las Embiez y de la laguna de Brusca, dentro de zonas no protegidas (Medioni y Vicente, 2003; Foulquie y Dupuy, 2003). En estas zonas se están realizando seguimientos de individuos marcados y cartografiados así como censos periódicos para comprobar la evolución de las poblaciones. En España se está estudiando la evolución de pequeños grupos de individuos cartografiados en algunas reservas marinas, como en las Islas Chafarinas y en la Reserva Marina de Ses Negres (Guallart, 2000; Alsina, com. pers.) y se están realizando algunos estudios puntuales en algunos LICs, como por ejemplo en Serra Gelada y la Marina Baixa (AAVV, 2004). Recientemente, en Croacia se ha comenzado a realizar un seguimiento del crecimiento, mortalidad y reclutamiento de los ejemplares localizados en las lagunas de Malo y Veliko, en el Parque Nacional de Mljet (Siletic y Peharda, 2003). En Túnez se están desarrollando campañas para caracterizar el estado de conservación y distribución de las poblaciones en sus costas (Zaouali, 2003), mientras que en Cerdeña se ha trabajado en ecología de una población con alta densidad de individuos de gran tamaño y en las amenazas, principalmente de origen antrópico, que están afectando a la población (Porcheddu et al., 1998).

Teniendo en cuenta la distribución de *Pinna nobilis* en las aguas costeras de la cuenca mediterránea (<60 m), estas aportaciones suponen pequeños avances para poder comprender la ecología de la especie y sería deseable el desarrollo de campañas más extensas y con una mayor cantidad de recursos, que permitieran el desarrollo de réplicas y de comparaciones a mayor escala coordinando el trabajo de distintos equipos en toda la cuenca (García-March, 2003).

También se están desarrollando algunos esfuerzos para conocer mejor la fecundación y el desarrollo de los primeros estadios de *Pinna nobilis* con fines conservacionistas (Vicente, com. pers.) y la captación de semillas para su reimplantación (Vicente, 2003), así como estudios sobre el consumo de oxígeno y las necesidades bioenergéticas de la especie (Riva, 2003).

Las comunidades de organismos epibiontes sobre la concha de la especie también están siendo investigadas en la actualidad. Así, Giacobbe (2002) ha

realizado estudios sobre el contingente de moluscos instalados sobre la concha, mientras que Mears (2002) ha realizado una revisión de los poliquetos que habitan sobre la concha de ejemplares localizados en Moraira (Alicante) y la laguna del Mar Menor (Murcia).

En los últimos años también se ha estudiado la edad de *Pinna nobilis* a partir de la concha, utilizando el análisis de los isótopos estables de oxígeno ($^{18}\text{O}:^{16}\text{O}$) (Richardson et al., 1999) y, posteriormente, se ha aplicado una metodología similar con isótopos estables de oxígeno y carbono de la concha $d^{18}\text{O}_{\text{esquelético}}$ y $d^{13}\text{C}_{\text{esquelético}}$, para estudiar la cronología y temperatura de las aguas superficiales costeras del Mediterráneo (Kennedy et al., 2003). Recientemente Richardson et al. (2004) han estudiado el crecimiento de varias poblaciones de *P. nobilis* en las costas croatas mediante isótopos estables de oxígeno y las proporciones de Mg:Ca y Sr:Ca de la concha.

Por último, se están estudiando los componentes proteínicos de la matriz de la concha de *P. nobilis*, tanto de su componente calcítico como aragonítico (Marin et al., 1994). Para este fin se han desarrollado una serie de metodologías basadas en la inmunodetección, que incluyen el visualizado de librerías de ADNc con anticuerpos (Marin et al., 2001; 2003b), que han permitido su aplicación en estudios filogenéticos (Marin et al., 1999) así como el descubrimiento de tres nuevas proteínas constituyentes de la matriz de la concha, con capacidad para influir en la cristalización del carbonato cálcico (Marín et al., 2000; 2003a).

Las grandes dimensiones de la especie, el estrés asociado a la ablación del biso durante la recolección de especímenes y su baja densidad poblacional, han dificultado la aplicación de técnicas de laboratorio utilizadas con otros bivalvos. Estas técnicas permiten conocer aspectos tan importantes como las pautas de selección de tamaño y tipo de alimento (Shumway et al., 1985; Langdon y Newell, 1990; Charles, 1993; Bayne et al., 1987; Cranford y Grant, 1990; Wildish et al., 1992), los mecanismos utilizados por la especie para el filtrado de partículas (Ward et al., 1991; 1993), las tasas de bombeo de agua a través de las branquias y el consumo de oxígeno (Bernard y Noakes, 1990; Jones et al., 1990) y las interacciones entre la especie y los factores del medio circundante (Wildish y Kristmanson, 1984; Grant et al., 1992). Como consecuencia, numerosos aspectos relacionados con la fisiología de *Pinna nobilis* tampoco han sido estudiados en detalle. Un ejemplo es el consumo de oxígeno, cuyo estudio debe realizarse en el campo, en lugar de en el laboratorio, y necesita de la aplicación de técnicas innovadoras para poder llevar a cabo el experimento *in situ* (Vicente et al., 1991). Igualmente complejo resulta el estudio de la actividad de las valvas, relacionada directamente con la respiración. En este caso, la adaptación del experimento es aún más comprometida, ya que hasta el momento las técnicas de monitorización de los bivalvos sólo se han aplicado *in situ* con especies de agua dulce (Soniati et al., 1988; Kees et al., 1989; Englund y Heino, 1994a; 1994b; Englund et al., 1994) y hasta hace muy poco tiempo, el uso de cámaras sumergibles proporcionaba

periodos de estudio muy cortos debido al alto consumo energético (Thorin et al., 1998).

Haciendo referencia a otras especies de la familia, la mayoría de estudios recientes sobre su ecología se han desarrollado sobre la especie *Atrina zelandica*, que posee una alta densidad poblacional, ya que en algunas zonas puede alcanzar los 85 ejemplares/m² (Nikora et al., 2002). Los aspectos más estudiados de esta especie han sido su influencia sobre las comunidades asociadas a hábitats de sedimentos blandos (Warwick et al., 1997; Cummings et al., 1998; 2001; Austen y Thrush, 2001; Norkko et al., 2001), la resistencia al avance y las modificaciones producidas en las láminas de agua que se encuentran con sus poblaciones a nivel del fondo (Green et al., 1998; Nikora et al., 2002) y el impacto de las anclas de los barcos sobre sus individuos (Backhurst y Cole, 2000). Desde un punto de vista más comercial, se ha investigado el crecimiento y la adaptación de *Pinna rugosa*, *P. bicolor* y *P. carnea* a medios artificiales, la influencia de la temperatura en el crecimiento y la reproducción de la especie *A. maura* para desarrollar su cultivo comercial (Arizpe y Félix, 1986; Wu y Shin, 1998; Narvaez et al., 2000; Leyva et al., 2001; Rodríguez et al., 2001), la composición bioquímica y contenido en sustancias bioactivas en *P. muricata*, *P. attenuata* y *P. bicolor* (Chou, 1996; Chou et al., 1996; Takatani et al., 1997; Faulkner, 1998; Kuramoto et al., 1999; Takada et al., 1999; 2001; Kigoshi et al., 2001) así como la acumulación de sustancias tóxicas originadas por las mareas rojas en *P. rugosa* (Ochoa et al., 1998).

El enfoque de las investigaciones sobre *Atrina zelandica* y las diferencias ecológicas con *Pinna nobilis* limitan considerablemente la extrapolación de los resultados y su utilización para comprender la ecología de esta especie. Igualmente, las investigaciones realizadas sobre las demás especies no profundizan en el conocimiento de la ecología de la familia, aunque abren nuevos campos de investigación sobre *Pinna nobilis* (como el cultivo y crecimiento en condiciones artificiales, o la caracterización de sustancias bioactivas). Como consecuencia, el estudio de la ecología de *P. nobilis* no se beneficia, por lo general, de los conocimientos de especies relacionadas, a excepción de los datos aportados por Butler y Brewster (1979), Butler y Keough (1981), Roberts (1984) y Butler (1987) para *P. bicolor*. Es necesaria, por lo tanto, la localización de poblaciones de *P. nobilis* en buen estado de conservación para poder estudiar profundamente los aspectos de su biología y ecología que aún permanecen escasamente conocidos. Además, es imprescindible simplificar las técnicas de campo para disminuir el esfuerzo necesario cuando se realizan los muestreos *in situ* y han de buscarse soluciones que faciliten la aplicación de los distintos experimentos de laboratorio a las condiciones extremas de su desarrollo en el campo.

1.9 Utilización de la especie como indicadora del estado de conservación del medio.

La rápida respuesta de las poblaciones de *Pinna nobilis* a las alteraciones de su medio natural ha motivado que sea propuesta como especie bioindicadora del estado del mismo (Vicente, 1990; Vicente y Moreteau, 1991; García-March y Ferrer, 1995, Vicente, 2003). Sin embargo, es necesario realizar previamente estudios ecológicos que permitan establecer los parámetros poblacionales en condiciones óptimas, para poder compararlos con aquellos de poblaciones degradadas. Después será posible valorar con más precisión su valor como especie bioindicadora del estado del medio.

La especie es una buena indicadora de la contaminación por metales pesados, ya que los almacena en sus tejidos blandos, como ocurre con el cromo en el manto (Catsiki y Katsilieri, 1992), en hepatopáncreas, manto y branquias (Catsiki et al, 1994) y el manganeso (Calapaj y Ongaro, 1971), especialmente en riñones, donde se acumula en grandes esferocristales de oxalato y fosfato de calcio, llegando a representar hasta un gramo de manganeso por animal (Hignette, 1984).

La concha también es una herramienta útil para obtener información de las características del medio circundante. Cuif et al. (1982; 1983; 1985) han demostrado que en la microestructura se conservan trazas de las variaciones físico-químicas del biotopo, que pueden ser utilizadas para establecer un calendario de la microevolución de la mata de *Posidonia oceanica* (Vicente y Moreteau, 1991). Además, ha sido utilizada para estudiar la biodegradación de las estructuras esqueléticas en medios marinos aeróbicos y anaeróbicos (Simon y Poulícek, 1990; Simon et al., 1990). Recientemente, los perfiles de los isótopos estables de oxígeno y carbono de la concha han sido utilizados para reconstruir las temperaturas superficiales en las costas del sudeste español y del Adriático croata (Kennedy et al., 2003; Richardson et al., 2004).

1.10 Objetivos.

Se ha planteado el estudio de una serie de características biológicas relacionadas con la dinámica poblacional, la estructura de la población y los factores causantes de dicha estructura, así como de otros aspectos relevantes de la biología y ecología de *Pinna nobilis* (como el complejo del biso o la actividad de las valvas) que hasta el momento no habían sido estudiados en profundidad. Además, en línea con los objetivos anteriores, se ha abordado el desarrollo de nuevos métodos de trabajo *in situ* y en el laboratorio, orientados a aumentar la precisión de los resultados de las campañas de muestreo y a agilizar su realización. Para ello, se ha realizado un censo e inventario de individuos en una densa población localizada en la ensenada de Moraira (Alicante), y se ha realizado el seguimiento, durante un periodo de cinco años, de los ejemplares inventariados en dos poblaciones situadas a distinta profundidad dentro de la misma pradera de *Posidonia oceanica*. Para el desarrollo del estudio se han considerado las siguientes variables:

1. Estudio de la abundancia de ejemplares, aspecto que permite conocer el stock poblacional y establecer las diferencias de densidad de individuos entre poblaciones.
2. Estudio de la distribución espacial, para establecer los posibles grados de agregación o dispersión entre los individuos dentro de cada población inventariada y controlar sus cambios en relación a posibles desplazamientos de los mismos.
3. Estudio del desplazamiento de los individuos por el fondo, enfocado a la comprobación de la hipótesis de que el desplazamiento puede ser un factor determinante de la estructura poblacional de *Pinna nobilis*.
4. Estudio de la estructura de tallas, para poner en evidencia las diferencias en la abundancia de juveniles y adultos, así como obtener una idea de la estructura de edad de las poblaciones.
5. Caracterización de las tasas de crecimiento, cuyo conocimiento permite establecer una relación más precisa entre el tamaño de la concha y la edad, así como para valorar su influencia en las posibles diferencias en el tamaño medio de los individuos entre poblaciones.
6. Estudio de la orientación selectiva de las valvas en cada superficie inventariada y sus posibles causas, en caso de ser observada.
7. Evaluación de las tasas de mortalidad en cada población, tanto general como por grupos de tallas, ya que está relacionada directamente con la dinámica y estructura poblacionales y puede aportar información muy valiosa sobre las causas de esta estructura en la ensenada de Moraira.
8. Estudio de los efectos del hidrodinamismo sobre la concha, puesto que

puede generar fuerzas de rozamiento importantes sobre la porción de la concha que permanece expuesta al medio y, por lo tanto, puede influir potencialmente en la supervivencia, orientación y, en general, en la estructura poblacional de *Pinna nobilis*.

9. Descripción de la estructura y funcionamiento del biso de *Pinna nobilis*, sistema fundamental para la fijación al fondo y el posible desplazamiento de los individuos.

10. Comprobación de la precisión de las ecuaciones y los métodos de medida de la porción no enterrada de la concha utilizados hasta la fecha en estudios biométricos y desarrollo de una nueva metodología en caso de ser necesario.

11. Valoración de la precisión de los métodos utilizados hasta la fecha para estimar las tasas de crecimiento de *Pinna nobilis* a partir de las marcas del músculo aductor posterior y desarrollo, en caso de ser necesario, de un nuevo método que permita conocer la edad de los ejemplares de forma precisa, sin la necesidad de realizar estudios de crecimiento *in situ* prolongados durante varios años, o de utilizar costosas técnicas para el análisis de las proporciones de los componentes de la concha.

12. Estudio de la actividad de las valvas de *Pinna nobilis*, aspecto de crucial importancia por su relación con variables fisiológicas como la respiración o la alimentación. Además, permite conocer si los ejemplares permanecen largos periodos con las valvas abiertas o cerradas, o existe alguna pauta en los ritmos de apertura y cierre de las mismas. Ello exige el diseño y fabricación de un dispositivo que permita registrar la actividad de las valvas *in situ*, durante un periodo de tiempo suficientemente largo y que ofrezca garantías de autonomía y precisión en el registro de los datos.

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción de las zonas de trabajo.

2.1.1 Moraira.

La bahía de Moraira es una pequeña ensenada abierta al sur, encerrada entre dos pequeños cabos, el de Cap d'Or y el de Punta Estrella, que confieren a la zona un carácter abrigado, especialmente en su parte más oriental (El Portet), a excepción del oleaje producido por los temporales del sur, que alcanzan un *fetch* de decenas de kilómetros. La bahía se encuentra localizada a 38° 41' N y 0° 8' E, situada entre dos zonas de alto valor ecológico, el territorio propuesto como LIC de la red Natura 2000 "Penyasegats de la Marina" al norte y del Parque Natural del Peñón de Ifach al sur.

El litoral de Moraira presenta gran homogeneidad, estando dominado por acantilados medios y bajos formados por dunas fósiles de eolianitas Würmienses, sobre las que se desarrolla un carst marino y entre las cuales se sitúan pequeñas playas de arena (Sanjaume, 1985).

En los fondos marinos se extienden amplias praderas de *Posidonia oceanica* desde los 3 hasta los 22 m de profundidad, presentando una alta densidad foliar (500 fascículos/m²) (Figura 16), lo que indica que se trata de una mata densa, de acuerdo con la clasificación de Giraud (1977), que favorece la instalación de poblamientos esciáfilos sobre el estrato de rizomas. La topografía que presenta esta pradera es muy irregular en las zonas superficiales (<10 m de profundidad), localizándose numerosos escalones, cubetas y canales intermata, que contienen, por lo general, un sedimento arenoso fangoso con gran cantidad de hojas muertas de *Posidonia*. En cotas más profundas la pradera es mucho más homogénea, localizándose algunas cubetas de varios metros de diámetro, escalones de grandes dimensiones (hasta dos metros) y, de vez en cuando, largos y anchos canales entre grandes manchas de *Posidonia*. En algunas zonas se encuentran praderas aisladas de *Cymodocea nodosa*, como en las proximidades del *Portet*, delante del espigón del puerto deportivo, en Punta Estrella o en la cala de *l'Andragó*.

El núcleo urbano más cercano lo constituye la pequeña población de Moraira cuya economía se basa fundamentalmente en el turismo, aunque toda la zona está llena de viviendas de segunda residencia, algunas de las cuales se encuentran situadas en primera línea de playa. Además, Moraira posee un puerto deportivo de considerables dimensiones, que posee 620 amarres y acoge a gran número de embarcaciones (Figura 17).



Figura 16. Praderas de *Posidonia oceanica* de la ensenada de Moraira. Típica cobertura de hojas durante los meses estivales.

El mayor aporte de aguas residuales está producido por el emisario submarino que parte del extremo occidental de la playa de l'Ampolla y se aleja 900 m de la costa. Este emisario está construido en tubería de 315 mm de diámetro de polietileno lastrado y vierte 3600 m³/día de agua de la estación depuradora de aguas residuales (EDAR) de Moraira, instalada recientemente.

No existen otros aportes importantes de aguas continentales, ni subterráneas, ni de ríos o acequias de riego, aunque sí que existen diversos barrancos de pequeñas dimensiones, responsables en parte del aporte del material de las playas. Estos barrancos sólo vierten agua tras grandes lluvias, a excepción del Barranco del Dragón, por el cual desemboca continuamente un pequeño caudal.

Los indicadores de eutrofización más significativos se encuentran formados por poblamientos nitrófilos en los alrededores de las instalaciones del puerto deportivo y del núcleo de población, constituidos principalmente por clorofíceas de los géneros *Ulva* y *Enteromorpha*.

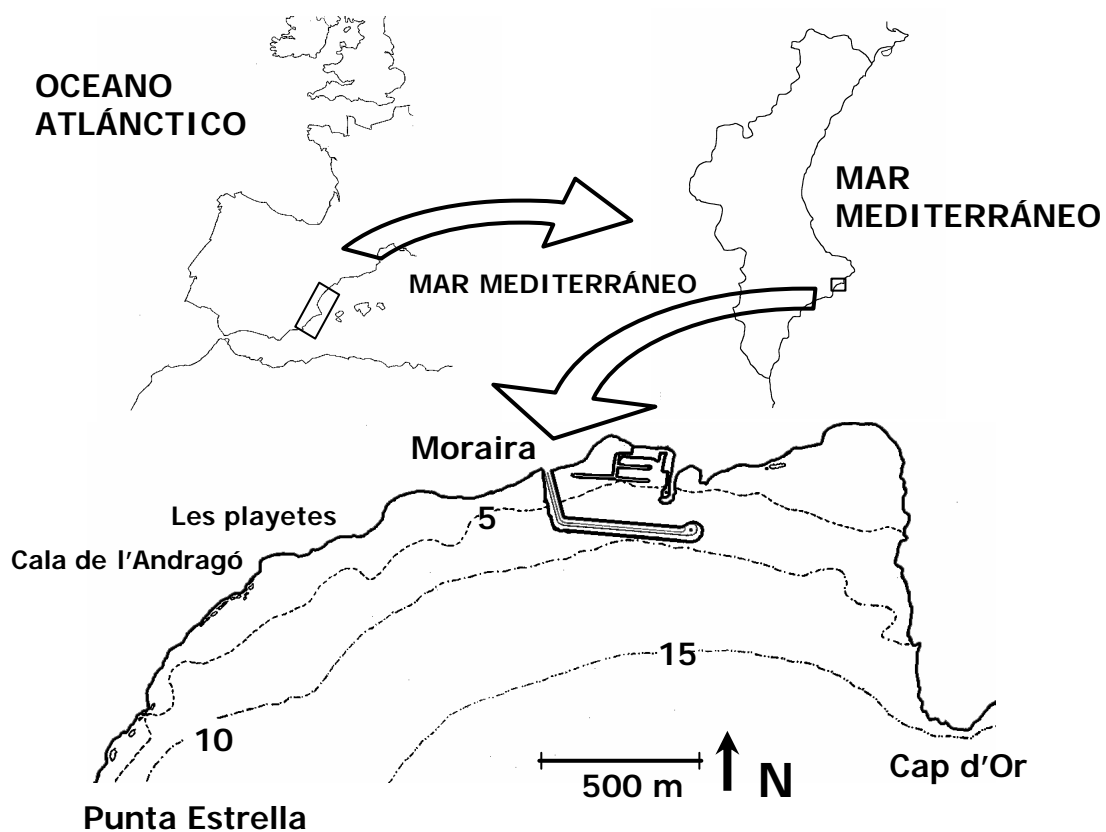


Figura 17. Localización de la Bahía de Moraira en las costas del Mediterráneo Ibérico.

Recientemente se han realizado pequeñas regeneraciones de playas para compensar las pérdidas de arena producidas por los fuertes temporales ocurridos en otoño los últimos años. Aunque las playas regeneradas sólo miden unas decenas de metros y las cantidades aportadas son muy pequeñas, los efectos de estas regeneraciones se han hecho sentir sobre la Comunidad de la Roca Supralitoral y la de las Algas Fotófilas de la Roca Infralitoral instaladas en el acantilado bajo próximo a las playas, sobre las que también se ha vertido la arena en un intento de ampliar artificialmente las dimensiones de la superficie utilizable por los turistas. Además, no se conocen cuales serán los efectos a medio plazo sobre las comunidades bentónicas, especialmente sobre las

praderas someras de *Posidonia oceanica*, teniendo en cuenta que los efectos de la abrasión de la arena sobre las matas más superficiales pueden prolongarse durante muchos años (AAVV, 2005). No obstante, la reducida cantidad de material vertido supone una afección muy localizada en las inmediaciones de cada una de estas playas.

Aunque se han observado algunos ejemplares de *Pinna nobilis* aislados en grietas o en arena entre grandes rocas a poca profundidad, la mayoría de individuos han sido observados dentro de la mata de *Posidonia oceanica* (**Figuras 18 y 19**).

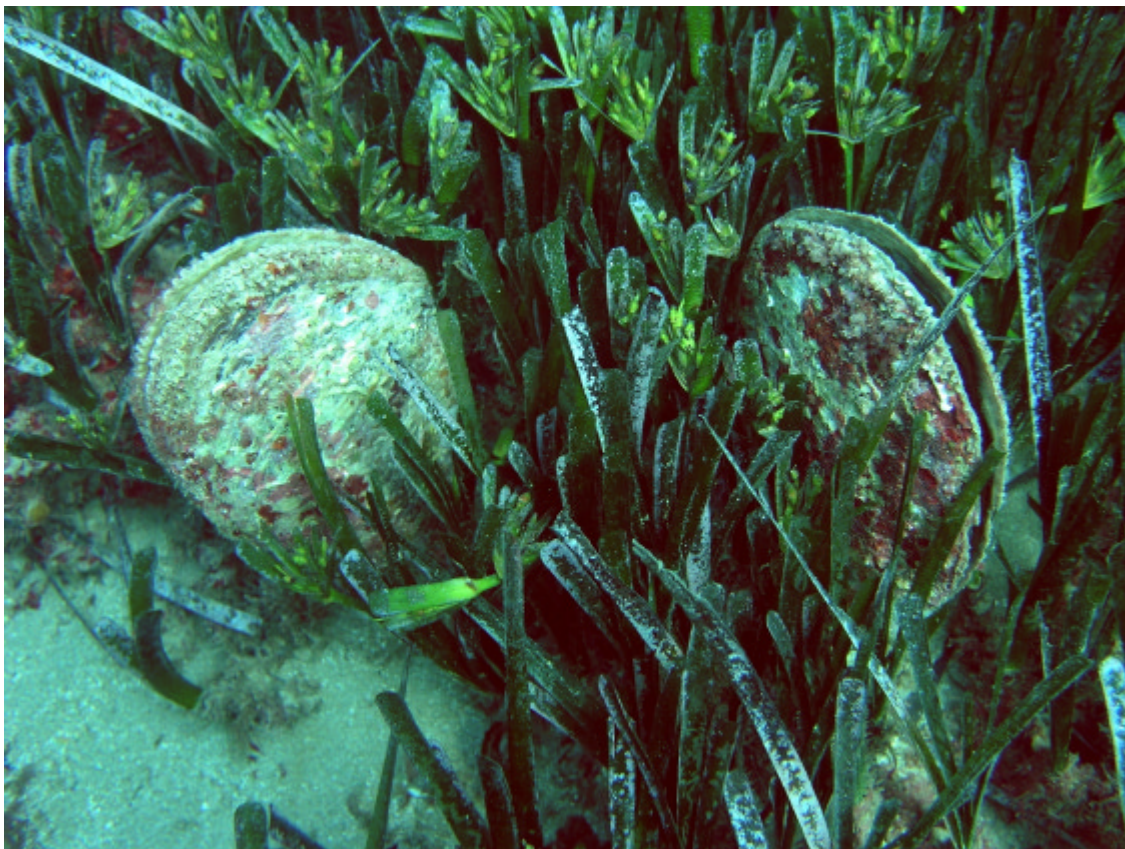


Figura 18. Detalle de dos ejemplares de *Pinna nobilis* dentro de la pradera de Moraira.

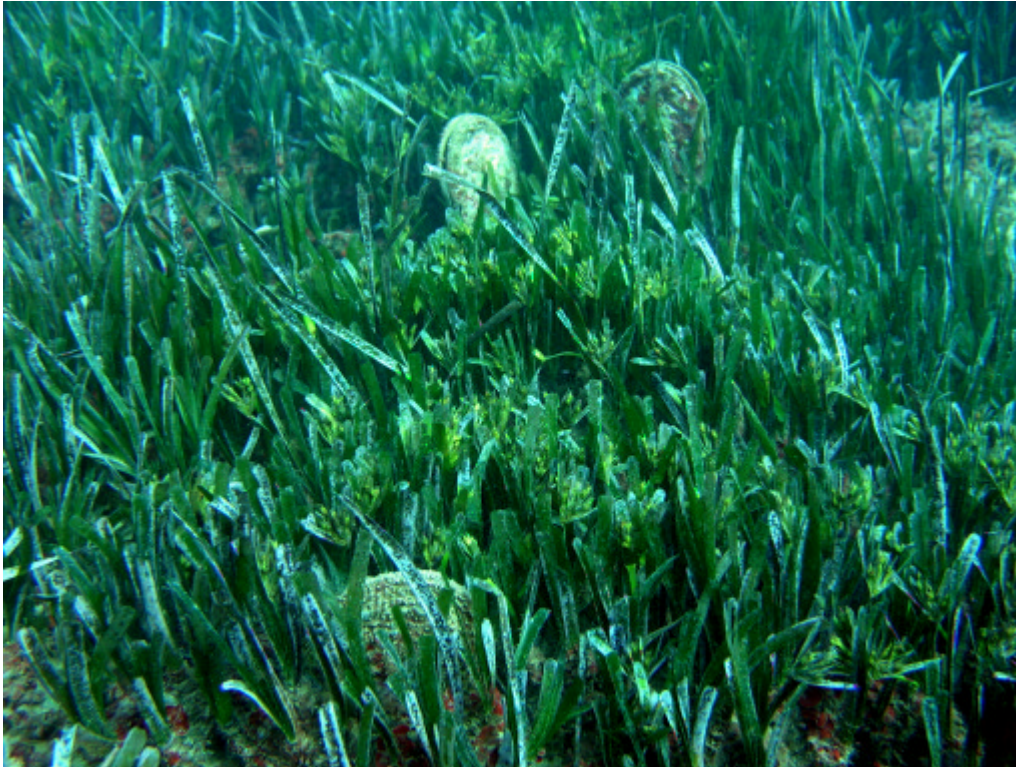


Figura 19. Típica localización de ejemplares de *Pinna nobilis* dentro de la pradera de *Posidonia oceanica* en la ensenada de Moraira.

La bahía de Moraira se presenta como un marco donde los impactos de origen antrópico, incluido los vertidos del emisario submarino y las regeneraciones de playas, se mantienen relativamente alejados de las principales poblaciones de *Pinna nobilis*, y sus efectos se hacen sentir de una forma muy localizada. La alta densidad foliar de la pradera confirma el buen estado de conservación y la calidad de las aguas de la bahía en términos generales. Por lo tanto, se trata de un ambiente ideal, dotado de las características básicas necesarias para estudiar la demografía y estructura poblacional de una población de *Pinna nobilis* en condiciones naturales.

2.1.2 Mar Menor.

El Mar Menor es una extensa laguna litoral de 180 Km² de superficie situada al SE de la península Ibérica, en el litoral de Murcia (entre los 37° 38' y 37° 50' N y los 0° 52' O). Se encuentra separada del Mediterráneo por la Manga del Mar Menor, un cordón litoral arenoso con base caliza, que se extiende a lo largo de 24 km. En el interior de la laguna se encuentran diversas islas de origen volcánico (la Perdiguera, Redonda, del Barón, del Sujeto y del Ciervo), aunque las dos últimas están actualmente unidas a tierra por estrechas mangas.

Su profundidad varía progresivamente con una pendiente poco acusada hasta un máximo de 7 m. La comunicación con el mar se realiza principalmente por el canal de puerto Estacio, dragado hace unas décadas para permitir el

tránsito de embarcaciones deportivas y, de forma mucho menos importante, por medio de cuatro golas (El Ventorrillo, La Torre, El Charco y Veneziaola), localizadas en La Encañizada, por las que el agua entra y sale dependiendo de las mareas.

El Mar Menor es una laguna Eurihalina-Euriterma, cuya salinidad oscila entre 42,766 y 46,739‰, dependiendo de la época del año y de la zona de la cuenca, ya que los valores de salinidad muestran un gradiente de incremento norte a sur. La temperatura de la masa de agua (alejada de las orillas) varía desde los 11,1° C en febrero y los 27,6° C en agosto (Pérez-Ruzafa, 1986).

Actualmente la cuenca sufre una fuerte presión antrópica y ha sido objeto de agresiones de todo tipo a lo largo de su historia reciente, como terrenos ganados al mar, abertura de canales artificiales, transporte a la cuenca de los materiales lavados por la lluvia de las minas abandonadas situadas en sus proximidades, desarrollo urbanístico incontrolado, construcción de puertos deportivos, etc. La incidencia de la mayoría de estas afecciones es desconocida, aunque el ensanche del canal de puerto Estacio ha inducido cambios drásticos en la hidrografía lagunar, en sus poblamientos biológicos y en su producción pesquera (Pérez-Ruzafa, 1986).

La mayoría de su cuenca está cubierta por fangos, que se distribuyen en la zona central de la cubeta, así como en las aguas someras con escaso hidrodinamismo. Los sustratos arenosos se localizan en los márgenes de la cubeta, sobre todo en el oriental y en las ensenadas de las islas.

La cubeta está cubierta en su mayor parte por asentamientos de *Caulerpa prolifera* y praderas mixtas de *Cymodocea nodosa*-*Caulerpa prolifera*, sobre todo en la zona central, aunque estas últimas están siendo progresivamente sustituidas por las primeras. Según Pérez-Ruzafa (1986), la fauna de estas biocenosis se ha visto reducida en las últimas décadas como consecuencia del aumento del espesor de las capas anóxicas del sedimento.

En los exhaustivos muestreos realizados por Murillo y Talavera (1983), tan solo se cita la existencia de ejemplares aislados de *Pinna nobilis* en la laguna. Posteriormente se ha detectado un aumento progresivo en la densidad de individuos, hasta convertirse en una especie común en sus fondos, localizándose grandes ejemplares por toda la extensión de la cubeta (García-March, 2003). Por lo tanto, el Mar Menor se presenta como un enclave muy interesante donde las condiciones ambientales a las que se enfrentan los ejemplares de *P. nobilis*, alta salinidad y oscilaciones de temperatura importantes, así como los distintos tipos de sustrato, difieren considerablemente de aquellas observadas en Moraira, lo que permite la realización de comparaciones en las adaptaciones de esta especie a cada uno de estos hábitats.

2.2 Métodos utilizados para el estudio preliminar de la población de *Pinna nobilis* localizada en la ensenada de Moraira.

Uno de los métodos más simples utilizados hasta la fecha para evaluar la densidad de individuos de las poblaciones de *Pinna nobilis* es la realización de recorridos y transectos de longitud conocida por el fondo. Generalmente estos recorridos se realizan utilizando cabos o cintas métricas de 50-100 m de longitud, marcadas al menos cada medio metro, dispuestos en línea por el fondo que va a ser explorado por los buceadores (Siletik y Peharda, 2003) (Figura 20). Por lo general, se estima que cada buceador es capaz de explorar con precisión un metro alrededor de la línea guía, dependiendo del grado de cobertura del fondo, por lo que las superficies finales alcanzan valores de entre 100 y 200 m² para dos buceadores (Medioni y Vicente, 2003; Siletik y Peharda, 2003).



Figura 20. Cinta métrica extendida por el fondo de una pradera de *Posidonia*, utilizada para señalar el recorrido de un transecto de localización de *Pinna nobilis*.

No obstante, en los estudios previos realizados utilizando este método en otras poblaciones de *Pinna nobilis*, se ha destacado la escasez de ejemplares juveniles, principalmente en las cotas más profundas (Moreteau y Vicente,

1982). Teniendo en cuenta que los ejemplares pequeños son muy difíciles de detectar, sobre todo cuando la pradera posee una densa cobertura foliar, es muy fácil que la mayoría de ellos pasen desapercibidos durante los muestreos mediante transectos o recorridos por el fondo y que ésta sea la causa de su escasez en los muestreos precedentes.

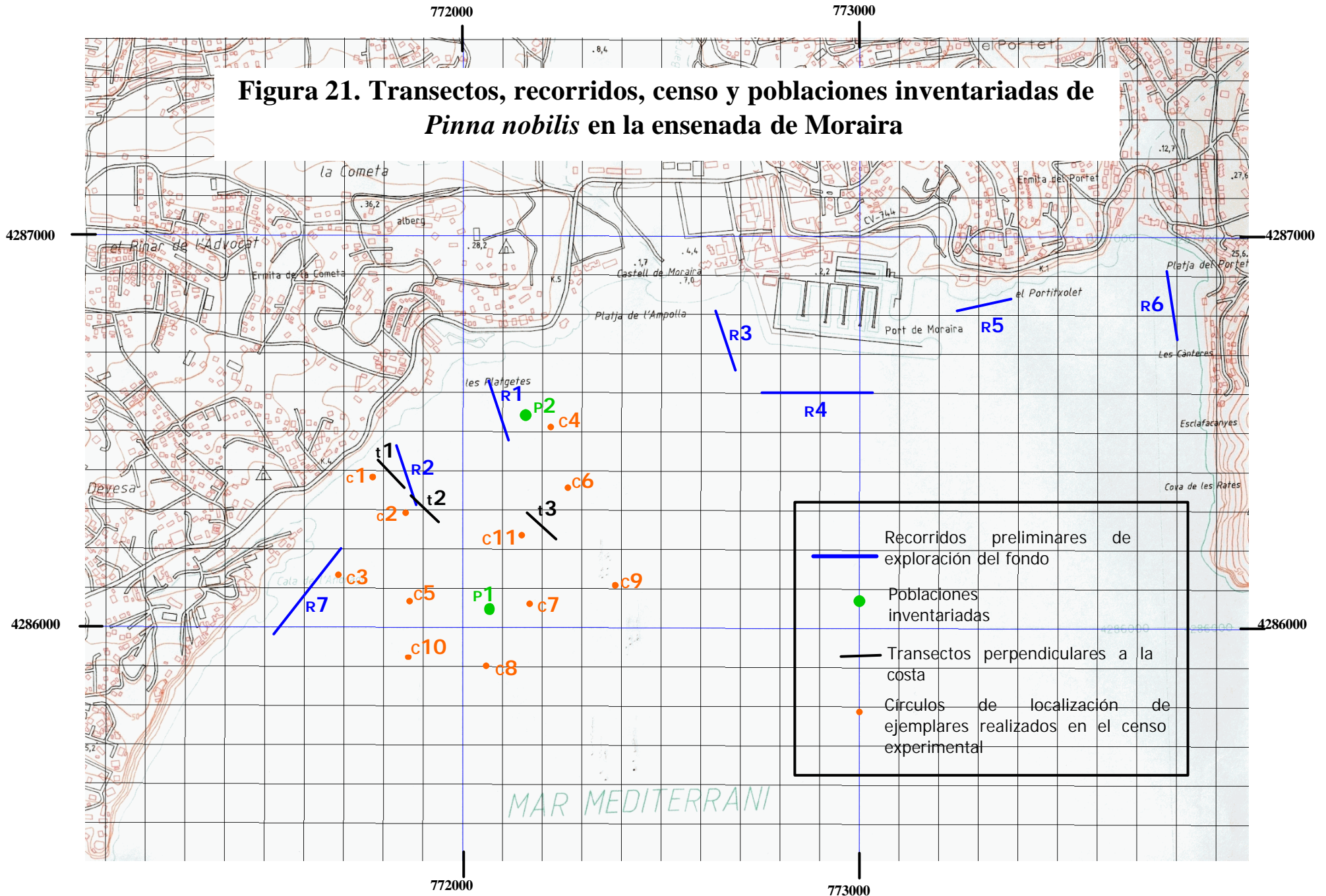
Por ello, en las primeras experiencias realizadas en Moraira se comparó este método con uno nuevo, los círculos de superficie conocida, para estimar cuál de los dos permitía localizar de forma más precisa los individuos, tanto adultos como juveniles.

Para desarrollar estos experimentos metodológicos preliminares, y realizar una primera exploración de las poblaciones de *Pinna nobilis* en la ensenada de Moraira, se realizaron siete recorridos de exploración del fondo de distinta longitud y tres transectos de censo de individuos perpendiculares a la costa de 100 m de longitud y 200 m² de superficie. La densidad de individuos localizados mediante los transectos fue comparada con la densidad de individuos de los primeros círculos de búsqueda de ejemplares realizados durante el censo experimental y situados aproximadamente en la misma zona y rango batimétrico (Figura 21, Tabla 1).

Tabla 1. Número de ejemplares localizados en exploraciones del fondo realizadas mediante transectos perpendiculares a la costa y círculos en tres rangos batimétricos en la ensenada de Moraira. La densidad de individuos se expresa en número de ejemplares por 100 m².

	DENSIDAD INDIVIDUOS 0-5 m	DENSIDAD INDIVIDUOS 5-10 m	DENSIDAD INDIVIDUOS 10-15 m
Transectos	1	4	8
Círculos	1	6,5	11

Figura 21. Transectos, recorridos, censo y poblaciones inventariadas de *Pinna nobilis* en la ensenada de Moraira



Tanto en los recorridos de exploración del fondo, como en los transectos de censo de individuos perpendiculares a la costa, el número de individuos observados fue menor que el obtenido mediante las exploraciones realizadas con círculos de búsqueda. Además, en el caso de los círculos se pudo observar un mayor número de individuos de pequeña talla, principalmente en la profundidad 10-15 m, donde no se localizó ningún ejemplar pequeño durante la realización de los transectos.

Aparte de su mayor exactitud a la hora de realizar los estudios de densidad de individuos, el uso de círculos para el censo de ejemplares de *Pinna nobilis* presenta las ventajas de que la zona de trabajo es fácilmente localizable en una carta marina (tomando la posición GPS del centro del mismo), los buceadores no necesitan alejarse excesivamente del punto de fondeo de la embarcación cuando su uso es necesario, los materiales utilizados para su realización se pueden instalar y recoger con mayor facilidad que en los transectos y la precisión de la superficie es mayor, puesto que queda claramente delimitada por el radio del círculo. Por lo tanto, definitivamente se decidió utilizar este método para los posteriores trabajos de localización de individuos durante el censo experimental, así como para la exploración de las áreas donde se inventariaron todos los individuos para su control periódico.

Cada uno de los círculos puede ser realizado por equipos de sólo dos buceadores. Una vez seleccionada la zona de trabajo debe clavarse en el fondo una piqueta de acero inoxidable que hará las funciones de centro del círculo. Sobre esta piqueta se puede fijar un cabo marcado cada metro o una cinta métrica de al menos 10 m de longitud, cuya función es delimitar el radio del círculo y señalar el límite de la zona que se está explorando.

Para marcar el punto de inicio de la prospección es necesario sujetar al fondo una boya que sea claramente visible por encima de las hojas de *Posidonia*. También resulta muy útil utilizar un jalón de aluminio de unos 2 m de longitud para ayudar a delimitar la porción del círculo que está siendo estudiada cada vez.

Una vez se ha clavado en el fondo la piqueta, se ha sujetado la cinta métrica a ésta y se ha dispuesto la boya de inicio de búsqueda, se despliega una cantidad de cabo o cinta métrica en función de la superficie final que se desea explorar (generalmente conviene empezar con radios pequeños de unos 5 m). Cada vez que se finaliza la búsqueda en una porción del círculo, el jalón se sitúa donde estaba la cinta, y la cinta se avanza unos metros para delimitar una nueva porción de búsqueda entre ellas. Cuando se concluye el primer círculo, basta con desplegar un poco más de cabo o cinta para poder censar un segundo anillo delimitado entre el perímetro del círculo anterior y el del nuevo círculo (Figuras 22 Y 23).

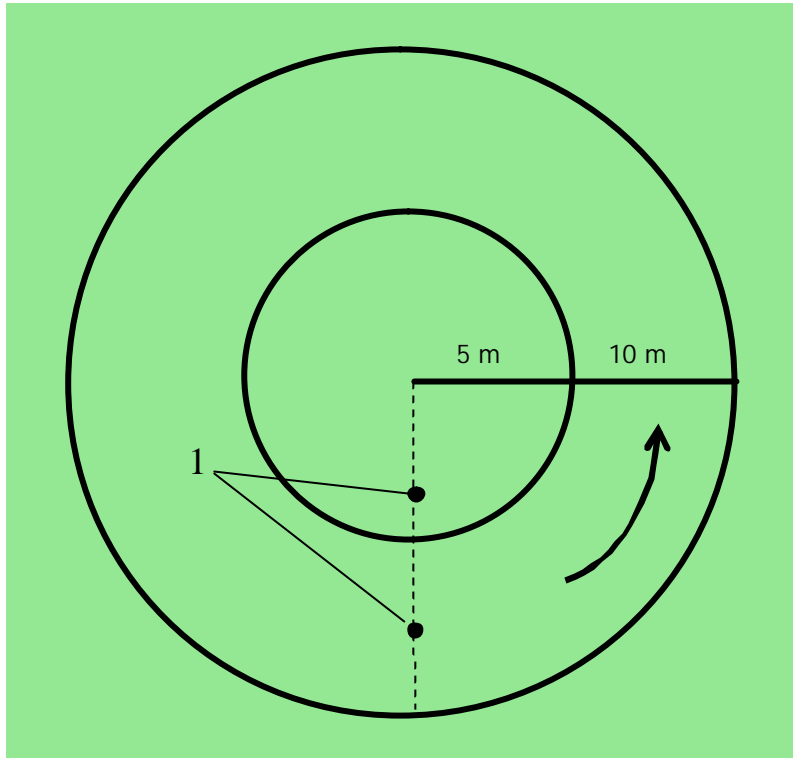


Figura 22. Esquema de la realización de los círculos de búsqueda. 1, boya de señalización del inicio del círculo.



Figura 23. Censo de ejemplares de *Pinna nobilis* en la pradera de *Posidonia oceanica*.

Las dimensiones óptimas de los círculos dependen de las condiciones del

medio donde se implantan los ejemplares estudiados. Los círculos de 10 m de radio (314 m² de superficie) son ideales para la búsqueda de individuos, mientras que círculos de dimensiones inferiores o superiores son más útiles cuando la profundidad es considerable y la densidad de individuos alta o cuando la cobertura vegetal es muy laxa, respectivamente (García-March y García-Carrascosa, 2003). Una síntesis de las ventajas e inconvenientes de cada tamaño de círculo se expone en la Tabla 3 (García-March y García-Carrascosa, 2003).

Tabla 3. Propiedades de los círculos de distinto radio, dependiendo de la profundidad, cobertura foliar, densidad de individuos y estructura del fondo.

Radio círculo	Ventajas	Desventajas
6-8 m	Unidades fácilmente muestreables. Útiles a gran profundidad y en zonas con gran cobertura de pradera y alta densidad de individuos. Además, en algunos casos puede realizarse más de uno por inmersión. Superficie estándar de 100 y 200 m ² aproximadamente.	Superficies demasiado pequeñas si hay baja densidad de individuos. Con alta densidad de individuos y gran cobertura foliar, el radio de 8 m puede ser excesivo.
10 m	Se realizan prospecciones de grandes superficies (314 m ²) en tiempos viables dentro de una sola inmersión.	Superficie demasiado extensa en zonas con alta cobertura foliar o a gran profundidad (>15 m), independientemente de la densidad de individuos.
15-20 m	Se pueden realizar prospecciones de superficies muy amplias (700-1256 m ²). Aconsejables para grupos de 3-4 buceadores.	Sólo viables con baja cobertura foliar, poca profundidad y cuando sólo se pretende contar el número de individuos y no realizar medidas de los mismos. Es difícil mantener la línea del radio recta. Los puntos de origen del giro de los círculos deben ser posicionados a varias distancias. Los accidentes del fondo (afloramientos rocosos) generalmente dificultan la descripción de los círculos.

La superficie del círculo de 10 m de radio permite alcanzar un número aceptable de individuos dentro de cada muestreo, ya que, por lo general,

dependiendo de la densidad de individuos en la pradera, suelen localizarse entre 3 y 45 ejemplares en su interior. Además, se ha observado que es una unidad de superficie fácilmente explorable en una sola inmersión, mientras que superficies menores o mayores pueden reducir el rendimiento o la eficacia del trabajo.

Es necesario ajustar los intervalos de radio censados por cada buceador, de forma que cada uno pueda buscar en una superficie similar. El buceador que está en la zona interior debe hacerlo en un radio de entre 0 y 3,5 m para el primer círculo y de entre 5 y 8 m para el segundo aproximadamente. Es importante que el buceador que está en el exterior de los círculos mantenga la cinta métrica tensa, para que la superficie comprendida dentro los círculos sea la correcta.

2.3 Metodología de la biometría de las valvas.

2.3.1 Estimaciones de tamaño. Biometría de la concha.

El estudio de la distribución de tamaños de una población de *Pinna nobilis* es un aspecto fundamental siempre que se desee profundizar en los aspectos demográficos de la misma, más allá del conocimiento del contingente de individuos.

Conocer la distribución de tamaños puede ser una herramienta muy útil para detectar las diferencias de idoneidad entre hábitats potencialmente ocupables por esta especie, así como para profundizar en el conocimiento del estado de conservación de sus poblaciones, por la distribución de sus clases de edad en zonas afectadas por algún tipo de impacto e incluso puede ser utilizada para desarrollar hipótesis sobre cuáles pueden ser las principales causas de la regresión de la especie en una localidad determinada.

La existencia de adultos sin que se observen juveniles puede estar indicando que la población tiene problemas para el reclutamiento, bien por causas relacionadas con la existencia de contaminantes en el medio que afectan al desarrollo de las larvas (Vicente, 1990; 2003), o bien por la falta de un sustrato óptimo que permita la fijación de las larvas y garantice su posterior desarrollo hasta alcanzar tamaños suficientemente grandes, como ocurre probablemente en el golfo de Valencia (García-March, 2003).

Por otra parte, una población que esté formada en su mayoría por ejemplares de pequeño tamaño, puede estar sufriendo los efectos de algún impacto relacionado con algún tipo de estrés físico, aspecto que ya ha sido observado en casos de pesca de arrastre ilegal (AAVV, 2004) y estrés hidrodinámico (Foulquie y Dupuy, 2003; García-March, 2003; García-March et al., (b) *en prensa*).

Además, usado convenientemente, el conocimiento de la distribución de tamaños de una población permite profundizar en la información que se puede obtener de la comparación entre poblaciones distintas y es indispensable para poder desarrollar proyectos más ambiciosos sobre la ecología de la especie, incluyendo aquellos que permitan la recuperación en zonas fuertemente degradadas. Por todo ello, el rendimiento que se obtiene de la información compensa con creces el aumento de esfuerzo de muestreo necesario, respecto al que debe realizarse únicamente para localizar los individuos de la especie o determinar su abundancia en las poblaciones.

En el caso del presente proyecto, la necesidad principal de conocer de la forma más precisa posible el tamaño de los individuos se fundamenta en que, hasta la fecha, la única forma de obtener una estima, más o menos burda, de la edad de los ejemplares era mediante su relación con el tamaño total (ver por ejemplo Moreteau y Vicente, 1980; Richardson et al., 1999; Siletic y Pejarda, 2003). Sin embargo, aunque el desarrollo de ecuaciones de crecimiento basadas en las dimensiones de los individuos permite asignar la relación entre una talla y una edad, en el caso de *Pinna nobilis* se trata de una aproximación bastante imprecisa, muy condicionada por la ontogenia, incluso entre ejemplares próximos entre sí y de edades similares (aspecto que será tratado en el apartado 3.6). El conocimiento de los tamaños totales ha sido utilizado también para establecer las características ecológicas y demográficas en condiciones naturales, tales como la distribución de tallas con la profundidad, el posible desplazamiento de los individuos de cotas más superficiales a otras más profundas durante su desarrollo, la mortalidad por clases de edad, el crecimiento y los efectos del estrés hidrodinámico sobre los individuos de distinta talla.

Debido a que los ejemplares de la especie viven semi-enterrados en el sustrato por su porción anterior, fijos mediante los filamentos del biso, no es posible medir su longitud directamente, ya que sería necesario extraerlos, lo que compromete seriamente su supervivencia, ya que los ejemplares de más de 20 cm de longitud tienen grandes problemas para reimplantarse (De Gaulejac y Vicente, 1990). Sin embargo, existe una clara relación entre algunas de las dimensiones de la porción no enterrada de las valvas y el tamaño total de los individuos, de modo que este último puede ser calculado a partir de las primeras mediante una ecuación.

Hasta el momento se han desarrollado tres ecuaciones para el cálculo de los tamaños totales a partir de las medidas de la porción no enterrada de las valvas. La primera de estas ecuaciones fue realizada por Moreteau y Vicente (1980) y es una regresión múltiple entre las medidas de distintas partes de la porción no enterrada de la concha:

$$\text{LogHt} = 0,5929\text{LogHs} - 0,0876\text{LogLc} + 0,2612\text{Loglc} + 0,6794; r = 0,99$$

donde

Ht = tamaño total,

Hs = altura fuera del sustrato,

Lc = anchura máxima (longitud dorso-ventral máxima)

lc = anchura mínima (longitud dorso-ventral mínima).

De Gaulejac y Vicente (1990) demostraron que la ecuación previa sobreestimaba considerablemente los valores correspondientes a los tamaños totales y, por lo tanto, propusieron una segunda ecuación:

$$\text{Ht} = 2,186\text{Lc} + 1,6508; r = 0,98$$

Durante la realización de las campañas del censo experimental se comprobó la falta de precisión de esta segunda ecuación para estimar los tamaños totales de los individuos de la población de Moraira (Tabla 4), utilizando las valvas de ejemplares muertos localizadas en los distintos muestreos (Tabla 5), por lo que fue necesario realizar una tercera ecuación mediante la cual se pudieran estimar los tamaños totales de los ejemplares de esta población (García-March y Ferrer, 1995).

Tabla 4. Descripción de las distintas ecuaciones usadas previamente al presente trabajo, para estimar el tamaño total de los ejemplares vivos.

Ecuación	Descripción
Moreteau y Vicente (1980)	Utiliza una regresión múltiple entre los valores de las medidas de la parte no enterrada de la concha. Sobreestima los tamaños totales.
De Gaulejac y Vicente (1990)	Utiliza la regresión de una recta para estimar el tamaño total a partir de la anchura máxima Lc (A) de los ejemplares. Infravalora los tamaños de los ejemplares más grandes en poblaciones distintas a la original.
García-March y Ferrer (1995) Ht = h + HFS h = 1,79a + 0,5	Estima el valor de la porción de la concha enterrada en el sustrato (h) a partir de su relación con la anchura mínima (a) mediante la ecuación de una recta. El tamaño total (Ht) se obtiene sumando este valor a la altura de la concha fuera del sustrato (HFS). Evita utilizar la anchura máxima, ya que esta puede variar debido a la erosión de la concha.

Tabla 5. Datos usados para comprobar la ecuación de De Gaulejac y Vicente (1990) $Ht = 2,186 Lc + 1,6508$. HFS (Hs), altura de la valva que permanece fuera del sustrato. a (lc), anchura a nivel de sedimento. A (Lc), anchura máxima de las valvas. HTR, altura total real. HT G/V, altura total del molusco según la relación de De Gaulejac y Vicente.

HFS (Hs)	a. (lc)	A (Lc)	HTR	HT G/V
29,3	09,3	16,5	45,2	37,7
39,6	10,0	19,4	60,5	44,0
32,0	08,0	14,8	43,5	34,0
30,0	13,1	17,0	51,6	38,8
30,3	14,9	19,5	56,4	44,2
10,0	06,4	09,5	21,8	22,4
32,4	15,8	19,4	60,5	44,1
22,0	13,4	17,3	46,0	34,4
09,6	05,4	09,3	19,7	22,0
16,0	16,5	19,3	46,5	43,8
29,9	11,7	19,4	50,0	44,0
30,4	10,8	18,4	47,7	41,9
		13,1	38,7	30,3
		20,2	50,6	45,8
		18,9	55,3	43,0
		20,6	56,6	46,7
		19,8	54,0	44,9
		18,1	46,5	41,2
		16,0	49,1	36,6
		21,0	50,0	47,6

2.3.1.1 Propuesta de una nueva ecuación para el cálculo del tamaño total de *Pinna nobilis* a partir de las dimensiones de la porción no enterrada de la valva.

Para realizar esta nueva ecuación se han diferenciado dos zonas en la concha de *P. nobilis*, cuyo límite está señalado por una línea imaginaria en dirección dorso-ventral, que se inicia en el punto de inflexión (p) (Figura 24). Esta línea divide a la concha en dos porciones, la anterior triangular y la posterior redondeada. La hipótesis utilizada es que la zona triangular anterior es proporcional en todos los individuos y, por lo tanto, estas zonas se pueden superponer entre ellos.

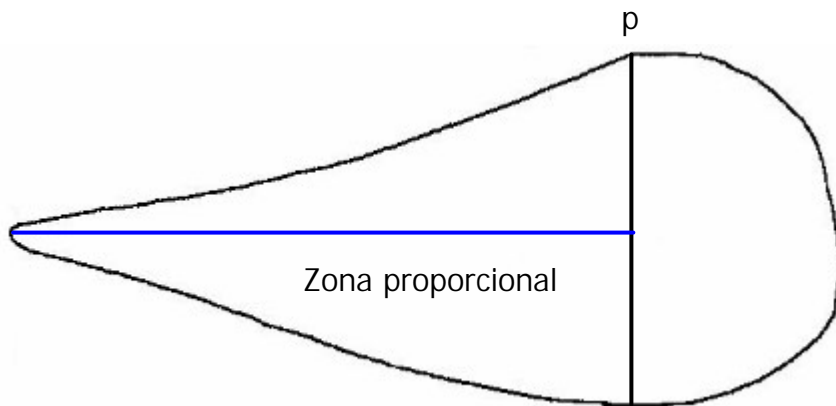


Figura 24. La línea azul marca la zona donde todos los ejemplares tienen dimensiones proporcionales.

Para obtener los datos con los que realizar la ecuación descrita en García-March y Ferrer (1995), se ha desarrollado una metodología estándar para establecer de forma precisa la relación entre la anchura mínima a nivel del sustrato y la porción enterrada de las valvas. Esta metodología se puede describir en los siguientes cuatro apartados:

1. **Preparación de las valvas:** la silueta de todas las conchas utilizadas para el estudio biométrico fue dibujada en una lámina de papel vegetal. En el dibujo se corrigieron los errores de contorno debidos a pequeñas roturas o a la presencia de epibiontes.
2. **Localización de un eje en cada valva:** se dibujó una línea que marca la longitud antero-posterior máxima en cada espécimen.
3. **Superposición de los dibujos:** todos los dibujos se calcularon en una hoja en la cual había dibujado un eje calibrado en centímetros, haciendo coincidir el eje de cada uno con el calibrado, tomando como origen la parte anterior de la valva, pero haciendo especial énfasis en el ajuste entre las siluetas de las valvas, para no introducir en la estima los errores derivados de los diferentes niveles de erosión anterior observados.

4. **Obtención de medidas:** se midieron las anchuras correspondientes de cada individuo con respecto a cada altura conocida del eje, (lo cual representa una anchura a nivel de sustrato "a" y una altura dentro de éste "h").

Mediante esta metodología, aplicada a un total de ocho individuos de diversos tamaños, se obtuvieron datos que describen cada valva en altura y anchura hasta una anchura aproximada de 17 cm. A pesar de que los datos obtenidos en un mismo individuo no son independientes entre sí, la escasez de valvas mediante las cuales realizar este tipo de ecuaciones suele ser un hecho común, consecuencia de la ya mencionada baja densidad de individuos de la especie y resulta muy costoso conseguir un alto número de valvas con las que trabajar. Sin embargo, el objetivo principal de esta aproximación era suplir la necesidad de una herramienta que permitiera estimar los tamaños totales, más allá de la consideración de los posibles fundamentos biológicos contenidos en esta relación. Por ello, la filosofía utilizada para su diseño fue la de la caja negra, que supone un *input* y un *output* de información, sin considerar el proceso por el cual se obtiene el resultado, modificando la "caja" de forma que el *output* se ajuste a las observaciones empíricas. Por otra parte, la ecuación fue diseñada para convertirse en una herramienta que pudiera ser "construida" fácilmente para cada población, ante la posibilidad de que pudieran existir diferencias inter-poblacionales en las relaciones entre la anchura mínima y la porción enterrada de la concha.

En definitiva, la mayor ventaja de obtener las medidas de esta forma es que, a partir de cada concha, se puede obtener un gran número de datos y no existe la posibilidad de que algún grupo de medidas no esté suficientemente representado.

Además, hay que tener en cuenta que la hipótesis con la que se ha trabajado es que todos los individuos de la población son muy parecidos en la porción anterior de la valvas, incluso cuando son más curvos y lo fundamental no es que un individuo muy grande nunca aparezca enterrado de forma que su anchura mínima pueda ser de por ejemplo 3 cm, sino que, tanto si el individuo es grande como si es pequeño, a una anchura mínima dada (a), la altura que le corresponderá dentro del sustrato (h) será siempre la misma. Por lo tanto, para conocer el tamaño total del individuo no importa la (a) que se mida, siempre que se mida correctamente su altura fuera del sustrato (HFS) correspondiente, ya que tras realizar los cálculos, el resultado final será el mismo.

La precisión de las medidas de esta última ecuación fue contrastada utilizando los valores de tamaños reales de los individuos usados en la experiencia de trasplante de ejemplares de *Pinna nobilis* realizada por De Gaulejac y Vicente (1990), así como los datos de otras valvas de individuos muertos localizados en la ensenada de Moraira, marcados en negrilla en la Tabla 6.

Tabla 6. Datos usados para comprobar la precisión de la ecuación $h = 1,79a + 0,5 \pm 0,2$. HFS (Hs), altura de la valva que permanece fuera del sustrato. a (lc), anchura a nivel de sedimento. A, (Lc), anchura máxima de las valvas. HTR, altura total real.

NÚMERO	HFS (Hs)	a (lc)	A (Lc)	HTR
20	07,5	03,0	05,0	13,0
67	09,0	04,5	05,8	13,5
41	09,0	03,0	05,5	14,0
66	08,0	04,0	05,8	14,0
48	09,5	03,2	05,0	14,5
64	06,5	04,5	06,5	14,5
65	09,5	03,0	06,5	14,5
70	08,0	03,0	07,0	15,0
35	06,5	05,0	06,0	15,5
40	09,0	05,0	06,3	15,8
46	10,5	03,8	07,0	16,0
47	09,5	03,3	06,0	16,0
61	09,0	03,5	06,5	16,0
62	09,5	03,2	06,0	16,0
63	08,0	04,5	07,0	16,0
68	08,0	03,0	06,8	16,0
69	09,5	03,0	06,5	16,5
74	07,5	04,0	06,8	16,5
73	10,0	04,0	06,8	17,0
77	09,5	04,3	07,5	17,0
75	10,0	03,5	06,8	18,0
76	10,0	05,0	07,0	18,0
78	10,0	04,0	07,8	18,5
-	09,6	05,4	09,3	19,7
25	13,0	04,0	09,0	21,8
-	10,0	06,4	09,5	22,0
27	14,5	04,0	10,5	22,0
29	13,5	05,0	12,0	23,0
26	14,0	05,0	10,0	23,5
28	11,5	05,5	10,5	24,0
44	16,0	06,0	10,5	24,0
79	16,0	05,0	10,0	26,5
86	13,5	04,5	11,5	26,5
32	21,0	04,0	12,5	27,0
81	15,0	06,5	12,1	28,0
31	14,5	07,5	13,5	28,5
84	17,0	06,0	11,8	28,5
85	14,0	07,0	11,5	29,0
33	14,0	08,0	13,0	29,5
80	18,0	06,8	14,0	30,5
34	13,5	09,5	13,0	32,0
82	18,0	09,3	13,0	34,0
83	21,0	08,0	14,5	35,0
30	22,0	10,0	16,5	40,5
-	32,0	08,0	14,8	43,5
-	29,3	09,3	16,5	45,2
-	22,0	13,4	17,3	46,0
-	30,4	10,8	18,4	47,7
-	16,0	16,5	19,3	46,5
-	29,9	11,7	19,4	50,0
-	30,0	13,1	17,0	51,6
-	30,3	14,9	19,5	56,4
-	39,6	10,0	19,4	60,5
-	32,4	15,8	19,4	60,5

Los primeros cálculos de tamaños totales de los individuos inventariados para el estudio de la estructura poblacional (cuya metodología de estudio será descrita posteriormente), realizados a partir de las dimensiones de a y HFS, pusieron en evidencia que la utilización del calibre forestal, empleado para medir los troncos de los árboles, no había supuesto una mejora sustancial en la precisión de las medidas tomadas en el campo, respecto a los métodos utilizados anteriormente para este fin, ya que el tamaño de algunos individuos

parecía disminuir en lugar de aumentar con los sucesivos muestreos, al igual que previamente le había ocurrido a Moreteau y Vicente (1980).

Para no volver a cometer las imprecisiones de medida observadas y poder utilizar los datos de las dimensiones de los individuos recogidas hasta la fecha, se plantearon dos soluciones distintas. La primera de ellas fue el diseño y fabricación del calibre múltiple, un nuevo dispositivo de medida que permite realizar las medidas con mayor precisión, que será presentado en los siguientes apartados y que fue originalmente descrito por García-March et al. (2002). La segunda fue el cálculo de una nueva ecuación que permitiera obtener la estima de los tamaños de los individuos utilizando algunas de las medidas de la porción no enterrada de las valvas, de forma que no se perdiera la información recogida hasta el momento.

Para el desarrollo de la nueva ecuación se realizó una regresión potencial entre la anchura máxima y el tamaño total de los individuos recogidos hasta el momento, similar a la ecuación lineal desarrollada por De Gaulejac y Vicente (1990). Los ejemplares utilizados para realizar la ecuación se encuentran en la Tabla 7.

Tabla 7. Valores de anchura máxima (A) y tamaños totales de los ejemplares usados para la realización de la ecuación potencial que permite estimar el tamaño total de la concha a partir de los valores de A.

A	Htr	A	Htr	A	Htr
23,5	60	17,3	45	16,2	41,4
15,6	44	9,3	19,7	10	20,6
13,4	28,8	17,3	46	11,6	26,7
16	36,8	19,3	46,5	19,4	49,8
14,5	33,4	19,4	50	9,6	22,5
21	58,5	18,4	47,7	9,5	22
20,6	55,8	13,1	38,7	18,7	50,8
10	23,5	20,2	50,6	19,4	55,8
6,4	14,8	18,9	55,3	7,4	15,7
18,8	52	20,6	56,6	16	41
18,8	46,3	19,8	54	11	21,7
5,7	11,2	18,1	46,5	12,8	24
20,5	50	16	49,1	20,2	56,5
13,3	39	21	50	20	48,9
18,2	45,6	19	46,2	17,3	45
9,5	21,8	7	16,3	6,8	12,5
19,5	56,4	17	43,2	14	31,2
17	51,6	17,7	39,3		
14,8	43,5	18,5	50		
16,5	45,2	21,6	51,8		

La estima de los tamaños totales a partir del valor de A, tiene la ventaja de que la precisión de la medida de A es mayor que la de a y HFS,

principalmente porque sólo depende de una dimensión y se evitan así las imprecisiones derivadas de la dificultad de distinguir cada anchura mínima y su altura fuera del estrato correspondiente. No obstante, el cálculo de los tamaños totales de los individuos mediante esta ecuación presenta dos inconvenientes adicionales. El primero de ellos se deriva de la menor correlación de las medidas, que no se ajustan tan bien como con la ecuación de García-March y Ferrer (1995) y, por lo tanto, a veces existen desviaciones importantes de varios centímetros. El segundo inconveniente se debe al hecho de que a menudo los ejemplares se encuentran fuertemente erosionados al nivel de A, presentando sinuosidades, roturas e irregularidades (Figura 25).



Figura 25. Diversos grados de erosión al nivel de la anchura máxima (A) de los individuos localizados en la ensenada de Moraira.

Por lo tanto, la mayor utilidad de esta ecuación consiste en su uso combinado con la ecuación propuesta por García-March y Ferrer (1995), cuando se han realizado medidas consecutivas a un mismo individuo, ya que permite contrastar los resultados y valorar los posibles errores producidos por las imprecisiones durante el proceso de medida de los ejemplares en inmersión con escafandra autónoma.

Por último, aunque las medidas de los ejemplares realizadas con anterioridad en el censo experimental fueron llevadas a cabo también con el calibre forestal y, por lo tanto, se puede suponer que existe cierta imprecisión en ellas, el error es el mismo para todos los intervalos de profundidad, por lo que no se ha considerado relevante, habida cuenta de que las intenciones del muestreo preliminar eran estimar la densidad de población y la segregación de tamaños. Además, para la estima de la media de tamaños de una población, cuando no se pretende realizar estudios de crecimiento que impliquen medidas sucesivas sobre los mismos individuos, el calibre forestal proporciona medidas suficientemente precisas (García-March et al., 2002).

2.3.1.2 Biometría *in situ* de los ejemplares vivos.

Aunque, por lo general, es suficiente con la realización de dos medidas de la concha para estimar el tamaño total teórico de los ejemplares, es aconsejable recoger la información de los siguientes 7 parámetros, siempre que las condiciones del muestreo lo permitan (Figura 26) (García-March y García-Carrascosa, 2003):

- Altura fuera del sustrato (HFS).*
- Anchura mínima al nivel del sustrato (a). *
- Anchura máxima, en los dos puntos, (A1) la anchura máxima real (que aparece más posterior al punto de inflexión en los individuos adultos) y (A2) anchura en el punto de inflexión. En algunos ejemplares adultos el punto de inflexión se ha erosionado y sólo se puede medir la A1. **
- Orientación con respecto a la zona dorsal, marcada por el punto de inflexión (p) y/o la charnela.**
- Descripción muy breve de la forma del ejemplar, donde se indique si la forma es alargada y sin punto de inflexión evidente, ancha con claro punto de inflexión, si presenta espinas, si aparecen bordes de crecimiento dorsales, posteriores o postero-dorsales y, en la medida de los posible, si la forma es recta o curvada.
- Inclinación (hacia la valva derecha o izquierda o hacia la parte dorsal o ventral), con una estima de la magnitud de ésta.
- Cualquier otro dato sobre niveles de epibiosis, roturas u otros aspectos que pueda resultar interesante de destacar.

- * Medida imprescindible
- ** Medida muy aconsejable

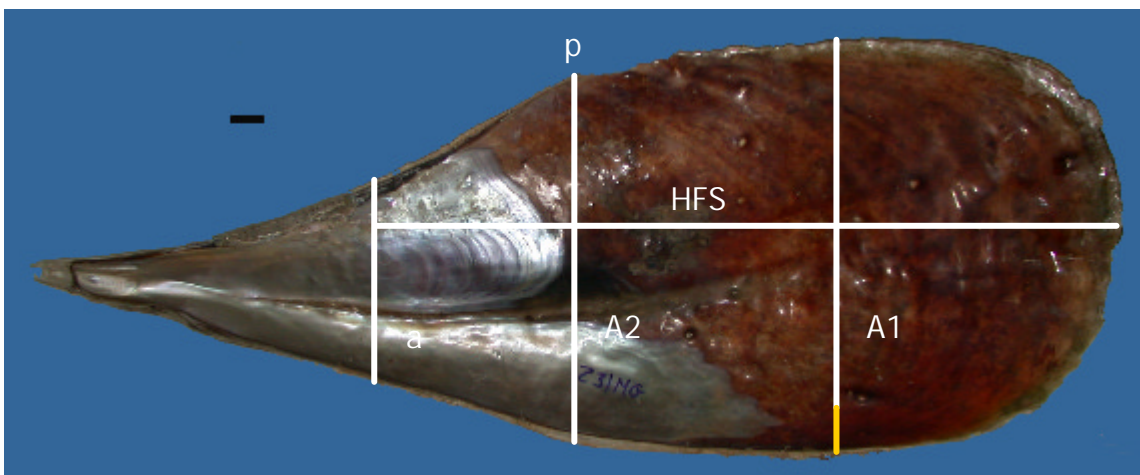


Figura 26. Dimensiones que es aconsejable medir *in situ* sobre la concha de un individuo de *Pinna nobilis*. El segmento amarillo señala la diferencia de anchura máxima en el punto A1, sobre el valor del punto A2 en el punto de inflexión, que hasta el momento ha sido considerado convencionalmente como el punto de anchura máxima de *P. nobilis*. Escala 2 cm.

A todos los individuos medidos durante el censo experimental se les midieron las dimensiones de a y HFS y la mayor de las dos anchuras máximas A1 ó A2, mediante el calibre forestal. A los ejemplares inventariados para el estudio de la estructura poblacional también se les midió la orientación. Además, a partir del tercer muestreo todos los individuos fueron medidos con el calibre múltiple propuesto por García-March et al. (2002).

Las valvas de animales muertos encontradas durante las distintas campañas, fueron medidas de forma idéntica al resto de individuos siempre que fue posible y recogidas para su estudio.

2.3.1.3 Diseño y experimentación de un nuevo dispositivo de medida.

Como se ha comentado anteriormente, conseguir una alta precisión en las medidas de los individuos fue considerado fundamental para poder profundizar con garantías en el estudio de las características demográficas de *Pinna nobilis* y de las causas de su estructura poblacional. A este respecto, la exactitud en la determinación de la longitud antero-posterior de la concha de *P. nobilis* depende directamente de la exactitud y la precisión del método de medida empleado.

Debido a que las medidas deben realizarse en inmersión con escafandra autónoma, el proceso es complicado y a menudo la precisión es baja. Además, el crecimiento de *Pinna nobilis* se ajusta a un modelo de Von Bertalanffy, (Moreteau y Vicente, 1980; Vicente, 1990; Butler et al., 1993; Richardson et al, 1999; 2004), con un rápido crecimiento en los estados juveniles y un marcado freno en los adultos, según se acercan al tamaño máximo asintótico L_{max} .

Por lo tanto, la precisión en las medidas es aún más importante en los adultos, cuando se ha terminado el periodo de rápido crecimiento de los estadios juveniles. De hecho, demasiadas imprecisiones de medida han sido responsables de que las medidas sucesivas de los mismos individuos no hayan servido para estimar su crecimiento *in situ* en otras campañas, como sugirieron Moreteau y Vicente (1980). En la población de *Pinna nobilis* de Port Cros, después de 10 años de medidas *in situ* sobre los mismos individuos no fue posible realizar las ecuaciones de crecimiento, porque los ejemplares eran demasiado adultos y los errores de medida fueron superiores al crecimiento de los individuos (Combelles et al., 1986). Igualmente, Butler (1987), trabajando con una población de *P. bicolor* en el golfo de Sant Vincent (sur de Australia), tampoco pudo desarrollar ecuaciones de crecimiento a partir de los individuos vivos, a pesar de que midió ejemplares marcados durante un periodo de seis años. De nuevo, este autor también concluyó que la mayoría de los ejemplares eran demasiado adultos cuando fueron marcados por primera vez y que los errores de medida habían sido superiores al crecimiento de los individuos.

Los diversos instrumentos de medida *in situ* de la concha de *Pinna nobilis* desarrollados hasta la fecha se encuentran descritos en la Tabla 8. En las

experiencias realizadas en la ensenada de Moraira fue posible contrastar los distintos dispositivos y comprobar si proporcionaban medidas suficientemente precisas.

Como se ha indicado anteriormente, a partir de los resultados de las medidas sucesivas de los ejemplares inventariados durante los dos primeros años de muestreo, se pudo detectar que incluso el calibre forestal producía errores demasiado importantes en las estimas de tamaños totales de los individuos. Este hecho supuso la motivación más importante para plantear el diseño del calibre múltiple.

Tabla 8. Propiedades de los distintos dispositivos de medida de la porción no enterrada de la concha de individuos vivos.

Método de medida	Descripción
Cinta métrica (Vicente et al., 1980)	Sobreestima los valores debido a los epibiontes que cubren la concha. Método muy impreciso desestimado por los propios autores.
Compás y calibre forestal (Vicente et al., 1980) (García-March y Ferrer, 1995)	Con ambos se realizan las medidas de la parte no enterrada de la concha de forma independiente. Aunque evita el problema de los epibiontes, los puntos de origen de las medidas pueden quedar desplazados entre sí fácilmente, con la consiguiente pérdida en precisión de la estima de tamaño total.
Sondeo con varilla de acero (Richardson et al., 1999)	Mide la porción enterrada de la concha. Es impreciso ya que la medida debe realizarse con la varilla inclinada. En praderas densas es difícil hallar el extremo anterior del animal y éste puede ser confundido con piedras o conchas enterradas en el fondo.
Calibre múltiple (García-March et al., 2002)	Permite medir la altura fuera del sustrato y la anchura mínima simultáneamente. Ahorra tiempo de trabajo y mejora la precisión de la medida. Los ejemplares pueden ser medidos en periodos sucesivos para estudiar crecimiento <i>in situ</i> .

Para poder diseñar el nuevo dispositivo de medida, el primer paso necesario fue detectar el origen del error cometido. El estudio de los datos obtenidos en el campo y de las medidas de ejemplares muertos, recogidos posteriormente para el estudio de sus valvas en el Laboratorio, permitió detectar que el origen del problema se encontraba en el hecho de que las medidas de HFS y a se realizan independientemente la una de la otra y en la dificultad de distinguir con claridad la anchura mínima y su altura fuera del sustrato en cada individuo, ya que las hojas y rizomas de *P. oceanica* a menudo marcan un límite irregular en el sustrato, que hace muy subjetivas estas mediciones (Figura 27).

Sin embargo, la exactitud y la precisión a la hora de realizar estas dos medidas son fundamentales, puesto que pequeñas variaciones entre ambas producen grandes desviaciones comparadas con el crecimiento de los individuos, especialmente si se tiene en cuenta que el valor de la anchura mínima es multiplicado por 1,79 al aplicar la ecuación de García-March y Ferrer (1995) y cualquier sobreestima de esta dimensión será incrementada proporcionalmente.



Figura 27. Ejemplar de *Pinna nobilis* totalmente oculto entre las hojas de *Posidonia* en el que resulta muy difícil seleccionar objetivamente una HFS y su correspondiente a.

Por lo tanto, el calibre múltiple se basa fundamentalmente en la posibilidad de realizar las dos medidas de la concha simultáneamente, de forma que ambas dimensiones estén completamente correlacionadas entre sí, independientemente de las irregularidades del sustrato, y en que no importa el punto exacto donde se mida a, siempre y cuando el valor de HFS esté perfectamente correlacionado.

Su mecanismo es muy similar al de un calibre convencional, a diferencia de que sus brazos son mucho más largos y cada uno de ellos posee dos prolongaciones que se utilizan para ajustar la abertura del calibre a la anchura mínima del ejemplar. La altura fuera del sustrato es medida en una segunda escala situada sobre los brazos de la herramienta.

Para aumentar la precisión se utiliza una tercera pieza que se desliza sobre un riel en el brazo derecho de la herramienta, que se proyecta perpendicularmente a los brazos del calibre y que se apoya sobre la parte posterior de la concha del ejemplar que está siendo medido. Un pequeño indicador incorporado en esta pieza marca el punto exacto de la medida de HFS en el brazo del calibre (Figura 28).

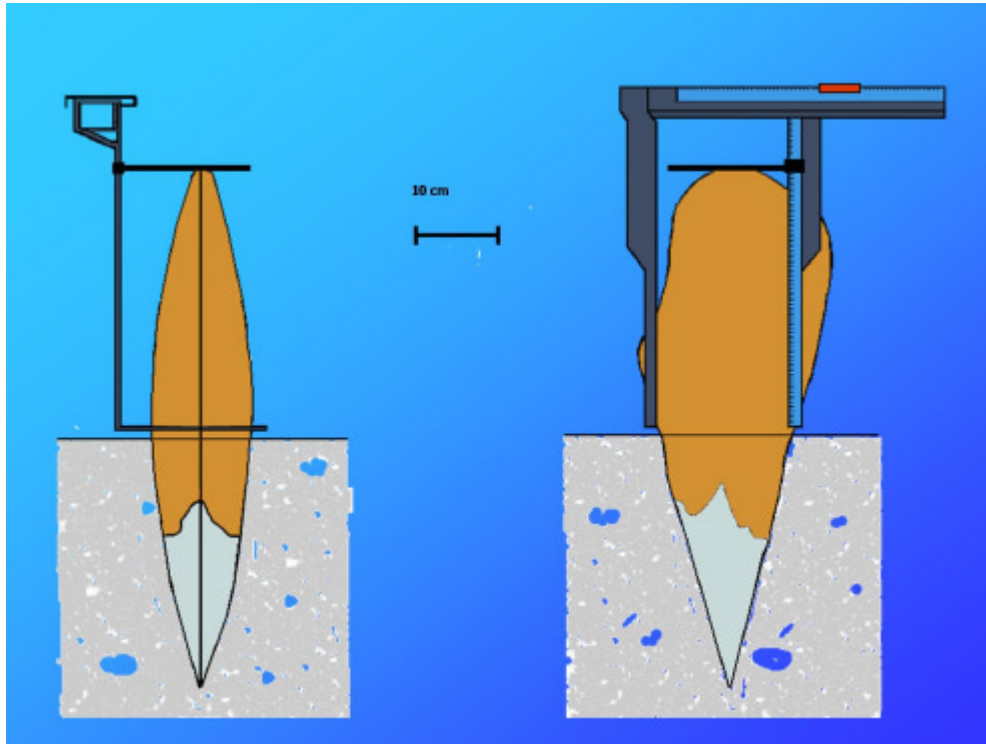


Figura 28. Esquema del calibre múltiple diseñado para realizar las medidas de las dimensiones de la porción no enterrada de las valvas. Modificado de García-March et al. (2002).

Para comprobar la precisión del calibre múltiple se compararon las estimas de longitud de las valvas de 19 ejemplares que fueron recogidos para un estudio de contaminación por metales pesados en la laguna del Mar Menor (Murcia). Todos los ejemplares fueron medidos antes de la extracción con el calibre forestal y el calibre múltiple y, posteriormente, las estimas de tamaños totales realizadas a partir de ambas medidas mediante la ecuación de García-March y Ferrer (1995) fueron comparadas con los tamaños totales reales mediante una t-Student.

2.4 Realización del censo experimental de individuos.

Para poder adquirir una idea de las características demográficas más básicas de la población de *Pinna nobilis* de la ensenada de Moraira (densidad de individuos y distribución de tallas en profundidad), y poder diseñar las futuras campañas para el estudio detallado de la estructura poblacional, se decidió realizar un censo experimental como primera aproximación.

Los resultados de este estudio previo fueron utilizados para tomar las decisiones a la hora de establecer el tamaño de las áreas donde se inventariaron todos los individuos y para establecer las unidades muestrales básicas, basadas en la densidad de individuos observada.

Dado que los resultados de un censo pueden expresarse en función de una superficie o un volumen, se obtiene una densidad referida a una muestra, que por lo general se considera como una estima de espacios más amplios (al menos al que rodea al punto preciso donde se obtuvo la muestra). En el presente caso, se ha supuesto que las estimas suponen una aproximación de la densidad de individuos de la población de *Pinna nobilis* localizada en las praderas de *Posidonia* de la ensenada de Moraira, dentro de los límites de confianza establecidos por la desviación estándar de la media de individuos.

Durante el periodo comprendido entre octubre de 1994 y julio de 1996 se realizaron un total de 21 muestreos, de los cuales siete fueron recorridos realizados para la exploración inicial de los fondos, tres fueron transectos perpendiculares a la costa para la selección de la metodología óptima de localización de los individuos y 11 consistieron en la realización de círculos para el censo experimental de individuos de la población (Figura 21, Tabla 9).

Tabla 9. Posiciones GPS en coordenadas UTM de los círculos (c), transectos (t) y recorridos (R), realizados en la ensenada de Moraira. ID, identificación. Or, orientación de transectos y recorridos.

ID	Profundidad (m)	Superficie (m ²)	X	Y	Or
c1	3	1256	771771	4286392	-
c2	6	706,4	771861	4286298	-
c3	7	314	771692	4286132	-
c4	7 a 9	314	772220	4286511	-
c5	8 a 9	314	771870	4286063	-
c6	13	314	772224	4286360	-
c7	14	1256	772171	4286063	-
c8	14	706,8	772062	4285900	-
c9	15	314	772386	4286109	-
c10	11 a 12	314	771865	4285295	-

c11	11 a 12	942	772144	4286238	-
t1	3 a 5	200	771779	4286427	135
t2	6 a 9	200	771869	4286334	135
t3	11 a 13	200	772156	4286297	135
R1	3 a 8	-	772053	4286627	160
R2	3 a 8	-	771840	4286464	160
R3	3 a 11	-	772639	4286803	160
R4	15	-	772757	4286600	90
R5	4	-	773242	4286807	75
R6	3 a 8	-	773772	4286912	170
R7	6 a 8	-	771688	4286199	220

Para comprobar la hipótesis propuesta por Zavodnik (1967), Vicente et al. (1980) y Vicente (1990) de que podía existir una estratificación de tamaños según aumentaba la profundidad, los muestreos del censo se separaron aleatoriamente dentro de tres rangos de profundidad, basándose en un criterio de incremento del esfuerzo con el incremento de la densidad de individuos. Según aumenta la densidad de individuos, la desviación estándar (DS) aumenta alrededor de la media de una forma aproximadamente proporcional. Por lo tanto, la forma de maximizar el rendimiento de cada muestreo para obtener un valor de la DS similar para cada rango de profundidad estudiado, es distribuir el esfuerzo realizando más muestreos en las zonas con mayor densidad de individuos, de forma que se reduzca la DS de la media.

Mediante este criterio y los expuestos en el apartado 2.2 respecto de las dimensiones de los círculos de exploración del fondo, se decidió realizar un círculo de 20 m de radio en el rango de profundidad de 0 a 5 m, tres círculos de 10 m de radio y uno de 15, entre -6 y -10 m, y tres de 10 m, uno de 15 m, otro de 17 m y otro de 20 m, entre -11 y -15 m. En la Tabla 9 se puede observar la superficie de cada círculo y la profundidad de realización. La superficie final censada fue de 6.751 m².

La densidad de individuos se presenta en número de individuos por unidades de 100 m², puesto que éstas sirven para describir la densidad media observada, a la vez que coinciden con las unidades utilizadas previamente por Combelles et al. (1986).

2.5 Características demográficas y factores causantes de la estructura poblacional de *Pinna nobilis*.

2.5.1 Descripción de las superficies inventariadas y de los periodos de muestreo.

Para el estudio de las características demográficas y de las causas de la estructura poblacional de *Pinna nobilis* en la bahía de Moraira, se realizó el inventario de dos grupos de individuos situados dentro de dos áreas delimitadas por círculos de búsqueda.

Desde un principio se descartó la posibilidad de realizar un cuadrado permanente en la pradera (Boudouresque et al., 1981), principalmente porque la infraestructura necesaria es muy superior a la requerida para realizar los círculos, pero, además, porque la intención era únicamente posicionar los ejemplares de *Pinna nobilis* y volver a localizarlos en futuras campañas, cubriendo la mayor extensión posible. El cuadrado permanente permite aumentar considerablemente la precisión de los muestreos, especialmente si se desea estudiar la evolución de la pradera con el tiempo, permitiendo obtener precisiones de hasta 20 cm en el estudio de la estructura de la mata. No obstante, el rendimiento es reducido (100 m² requieren un alto esfuerzo de muestreo) y, por lo tanto, no se ajusta a las necesidades del presente proyecto.

Cada uno de los ejemplares localizados dentro de las áreas exploradas fue posicionado respecto a tres piquetas de acero inoxidable clavadas en el fondo que hacían la función de puntos de referencia. La utilización de tres cintas métricas, cada una de ellas sujeta a una de las piquetas, permitió medir la distancia de cada individuo a estas, simplificando considerablemente el tiempo necesario de trabajo en inmersión con escafandra autónoma para tener catalogado e inventariado cada ejemplar. Métodos similares, basados en la utilización de tres puntos de referencia para obtener la posición de un objeto en el espacio son ampliamente utilizados en técnicas de campo de ecología y en navegación.

Además, una zona cartografiada de esta forma puede ampliarse clavando nuevas piquetas en el fondo, completando triángulos similares al original. Se puede explorar las zonas adyacentes usando las nuevas piquetas como centro de nuevos círculos de búsqueda y los individuos inventariados dentro de cada una de las áreas pueden ser localizados en futuras campañas utilizando las distancias de cada uno a las piquetas de posicionamiento (que se quedan permanentemente en el fondo).

De acuerdo con las estimas de densidad de individuos y tamaños obtenidas en el censo preliminar, se decidió inventariar los ejemplares localizados dentro de dos áreas de distinta superficie y situadas en línea aproximadamente, en dirección N-S. Una de ellas (población 1), se situó a -13 m, mientras que la otra (población 2) fue dispuesta a una profundidad de 6 m (Tabla 10).

Tabla 10. Posiciones GPS en coordenadas UTM de cada una de las áreas donde se inventariaron todos los individuos. P1 y P2, poblaciones 1 y 2 respectivamente.

ID	Profundidad (m)	Superficie (m ²)	X	Y
P1	13	1000	772071	4286058
P2	6	314	772162	4286543

Este diseño experimental garantiza que ambas áreas inventariadas se encuentran en lo que sería un tipo de poblaciones parapátricas distintas, separadas morfológicamente por las diferencias en los tamaños de los individuos observadas durante el censo experimental. En realidad, no existe ningún indicio de que pueda haber algún tipo de aislamiento genético entre los individuos de ambas áreas de estudio, debido a su proximidad. Sin embargo, las diferencias morfológicas entre individuos pueden ser importantes y la utilización del término población 1 ó 2 (P1 ó P2 a partir de ahora), permite identificar claramente las características básicas y diferenciadoras ligadas a su hábitat.

Una consecuencia del diseño experimental fue que en la P2 se muestreó una superficie inferior a la P1, porque se encontraba en una cota más superficial. Para el estudio de la capacidad de desplazamiento de *Pinna nobilis* se estimó que el desplazamiento debería ser mayor en cotas superficiales, donde teóricamente los individuos son menores y su crecimiento es más rápido. Por lo tanto, se planteó la realización de un mayor número de muestreos en la P2 (cuatro por año, frente a uno en la P1).

La mayor de las áreas (P1) está situada a unos 500 m delante de la *cala de L'Andragó* (Figura 21), a una profundidad de 13 m. Para posicionar a todos los ejemplares localizados dentro de ella fue necesario fijar cinco piquetas en el fondo, a modo de 3 triángulos. Las dimensiones de cada triángulo son 7,4x8,3x11,45 m, mientras que el radio de los círculos utilizados para la exploración del fondo en búsqueda de los individuos fue de 10 m en dos de ellos y de 15 m en otro. Existe una zona donde los tres círculos se superponen, de forma que la superficie final del área estudiada es de 1.000 m² (Figura 29).

La segunda de las áreas (P2) está situada a 150 m de la costa en *la Playeta* (Figura 21), a una profundidad de 6 m. Para posicionar los ejemplares se realizaron dos triángulos y un círculo. Las dimensiones de los triángulos son 7,92x9,57x11,12 m y 1,95x1,97x1,98 m, mientras que el círculo tiene un radio de 10 m (Figura 29). El triángulo de menores dimensiones fue dispuesto objetivamente cerca de un grupo de individuos con la intención de que las medidas de las distancias fueran más precisas y así poder detectar desplazamientos de pocos centímetros. La superficie muestreada fue de 314 m².

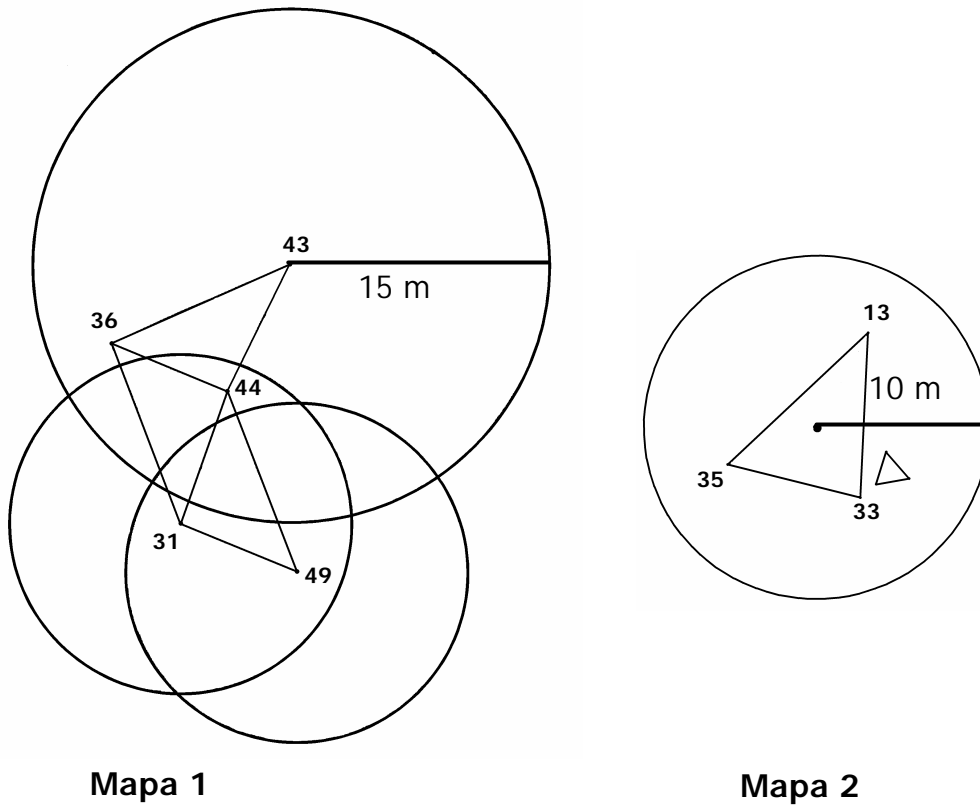


Figura 29.- Diseño de los dos mapas cartografiados en la ensenada de Moraira. Superficie del Mapa 1 = 1.000 m². Superficie del Mapa 2 = 314 m². Los números indican los identificadores de cada piqueta clavada en el fondo.

Todos los ejemplares localizados en las superficies delimitadas por los círculos de exploración fueron medidos según la metodología descrita anteriormente. Además, todos ellos fueron identificados mediante placas numeradas de polietileno, sujetas a la base de cada ejemplar con presillas de plástico (Figura 30). Cada ejemplar localizado fue marcado con una boya claramente visible por encima de cobertura de las hojas de *Posidonia*, hasta el momento en que pudo ser posicionado.

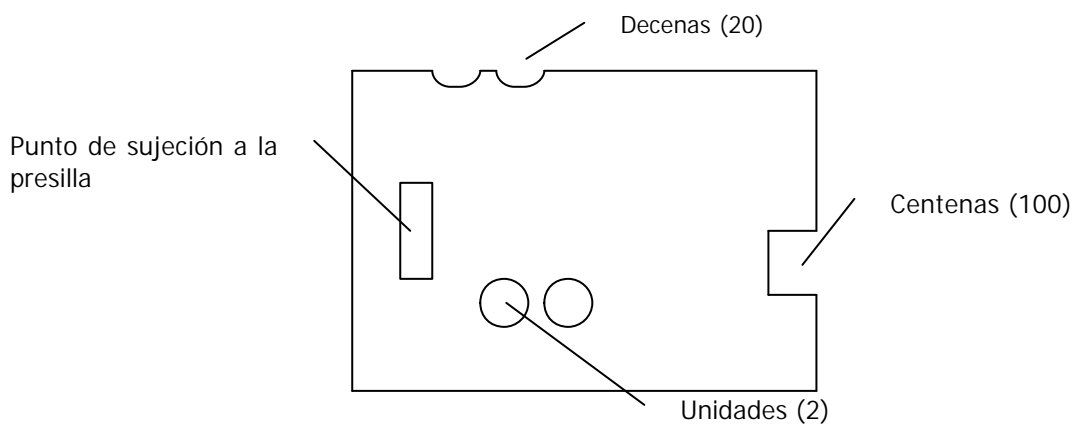


Figura 30. Placa de polietileno utilizada para identificar los ejemplares en los censos

En el periodo comprendido entre 1997 y 2000 se realizaron cuatro

muestreos completos en la P1 y siete en la P2, mientras que desde 1997 hasta noviembre de 2003 se realizaron otros cuatro y cinco submuestreos en cada población, respectivamente. Durante cada muestreo completo se midieron de nuevo las posiciones respecto a las piquetas de referencia y las dimensiones de la concha en todos los individuos, se contabilizaron los ejemplares muertos y se reemplazaron aquellas marcas de identificación que estaban deterioradas. Durante cada submuestreo se midieron las posiciones y los tamaños de grupos menores de individuos y/o se realizó una inspección superficial de la distribución de los ejemplares, además de reemplazar las placas deterioradas. De esta forma se obtuvieron los datos necesarios para los estudios de desplazamiento, orientación, mortalidad, crecimiento y distribución espacial.

No se han realizado estudios de reclutamiento porque la motivación principal del estudio de los parámetros demográficos de la población de *Pinna nobilis* de la ensenada de Moraira, era la identificación de los factores que determinan la característica estructura poblacional de la especie y el esfuerzo necesario para poder reunir este tipo de información, en el caso de *P. nobilis*, es muy superior a los resultados prácticos, teniendo en cuenta el objetivo principal del presente estudio.

2.5.2 Desplazamiento.

La metodología utilizada para el estudio del desplazamiento de los ejemplares se basa fundamentalmente en su relocalización en cada campaña de muestreo, midiendo de nuevo las distancias de cada uno a las piquetas de posicionamiento. De esta forma se pretendía poner en evidencia el desplazamiento de los individuos en caso de que este se produjera, a partir de las diferencias en las distancias a las piquetas entre muestreos sucesivos.

2.5.3 Distribución espacial.

Uno de los aspectos más interesantes del estudio de las poblaciones inventariadas, y sobre el que aún existen importantes lagunas de conocimiento en esta especie, es el estudio de la distribución espacial. En *Pinna nobilis* se han realizado muy pocos trabajos a este respecto y todos ellos se han basado en amplias escalas espaciales, como por ejemplo el de Combelles et al. (1986) en el Parque Nacional francés de Port Cros. Actualmente se admite que la especie se distribuye formando "metapoblaciones" (sistemas de manchas con más o menos dispersión entre ellas) (Butler et al., 1993).

Sin embargo, el tipo de distribución estadística al que se aproxima una especie varía a medida que se amplía la escala considerada y estas "metapoblaciones" siguen la distribución de unidades bionómicas grandes, como la pradera de *Posidonia oceanica*. Por lo general, la mayoría de los ejemplares se encuentran reunidos dentro de la pradera y muy pocos se localizan fuera de esta, tal y como ocurre también en Moraira.

Hasta la fecha no se han realizado estudios y, por lo tanto, no hay datos

sobre la distribución de esta especie a una escala más pequeña, dentro de estas "metapoblaciones". Por otra parte, las metodologías utilizadas para el estudio de esta característica demográfica de *Pinna nobilis*, a la escala de las unidades bionómicas, no son aplicables en la presente memoria y ha sido necesario utilizar otros métodos más ajustados a la escala en la que se pretendía realizar el trabajo.

El estudio del modelo de distribución espacial se ha llevado a cabo utilizando las series de Poisson como modelo matemático, que se asocian con eventos que ocurren aleatoriamente en un continuo de tiempo o espacio y su ajuste se ha realizado mediante el test χ^2 de bondad de ajuste de la distribución de Poisson (Elliott, 1983). Los mapas han sido subdivididos sobre el papel en cuadrículas de 9 m², debido a la necesidad de que las unidades muestrales se ajusten a la escala en la que se desea estudiar la distribución y a que, dada la densidad hallada en el censo experimental, la localización de los individuos dentro de las unidades muestrales convenidas se convierte en un suceso raro, ajustándose así a las premisas del método utilizado para el estudio.

2.5.4 Orientación de las valvas.

El estudio de la orientación de las valvas de los ejemplares de ambas poblaciones se desarrolló mediante brújula sumergible y las medidas fueron tomadas aceptando un error máximo de $\pm 10^\circ$, debido a la precisión del dispositivo de medida. Como se ha indicado anteriormente, el sentido de la orientación fue medido tomando como punto de referencia el punto de inflexión localizado en la parte dorsal de la concha de los animales. Este punto se puede distinguir con facilidad ya que tiene forma puntiaguda (Figura 26). Aun en los casos en que esta zona se encuentra erosionada, todavía puede ser localizado, ya que las valvas se estrechan a la altura de la charnela.

Los cálculos para conocer la existencia de preferencias en la orientación han sido llevados a cabo utilizando las orientaciones de los especímenes supervivientes en el muestreo de 2000. Las medidas de orientación fueron ajustadas a los siguientes cuatro intervalos de los puntos cardinales: N (316° - 45°), S (136° - 225°), E (46° - 135°) y O (226° - 315°). Se han realizado dos tests para cada población, con la finalidad de establecer si la orientación de la charnela es significativa o no. En primer lugar, se han comparado las cuatro orientaciones entre sí y en el segundo lugar, los intervalos se han comparado en grupos de dos: N-S respecto a E-O.

Para comprobar si existe alguna relación entre la orientación de la concha y la exposición al oleaje de la bahía de Moraira, se ha calculado el índice de exposición de Thomas (1982), que refleja la exposición de la costa al hidrodinamismo de acuerdo con la pendiente de la playa, el *fetch* y la intensidad y dirección de los vientos preferentes en el área. Este índice se calcula por lo general de acuerdo con sectores de $22,5^\circ$.

Los datos necesarios para determinar el índice de exposición en cada

sector son los siguientes:

1. Energía del viento (W)
2. *Fetch* en millas náuticas (F), cuyo valor máximo son 100 millas.
3. Extensión en millas náuticas con profundidad <6 m, colindante con la costa (CS)
4. Extensión en millas náuticas dentro del *fetch* con profundidad de agua <6 m, no colindante con la costa (DS).

Para el cálculo de W, el modelo tiene en cuenta que las olas son generadas en relación con la energía del viento, que puede ser expresada como:

$$(\%VS/100)*\mu^2$$

Donde %VS es el porcentaje de tiempo que el viento sopla en un sector y μ representa la velocidad media del viento en nudos.

La fórmula utilizada para expresar el índice es básicamente una relación entre W*(F modificada por CS y DS):

$$S \log W*\log [1+F/(CS+0,1DS)]$$

Se utilizaron los datos de viento proporcionados por la estación meteorológica del faro del cabo de San Antonio, del Instituto Español de Meteorología (IEM) (Tabla 11).

Tabla 11. Dirección, frecuencia, velocidad (V) y energía (W) de los vientos utilizados para el cálculo del índice de exposición al oleaje de Thomas (1982).

Dirección	Frecuencia	V (km/h)	W
N	10,60	15,70	2612,79
NNE	8,37	19,00	3021,57
NE	6,10	25,00	3812,5
ENE	3,35	24,20	1961,89
E	0,60	16,30	159,41
ESE	1,32	13,90	255,04
SE	2,05	13,30	362,62
SSE	5,52	17,50	1690,5
S	9,00	18,50	3080,25
SSW	9,07	20,40	3774,57
SW	9,15	22,40	4591,1
WSW	5,40	21,80	2566,3
W	1,65	18,60	570,83
WNW	5,32	19,70	2064,64
NW	9,00	20,00	3600
NNW	9,82	17,60	3041,84

Para realizar el análisis estadístico, las distribuciones de orientación han sido comparadas con una distribución uniforme usando un test χ^2 según Fisher (2000), para datos agrupados. Los análisis han sido realizados mediante el

programa Oriana para Microsoft Windows.

2.5.5 Tasas de mortalidad.

En condiciones normales, y en ausencia de impactos de origen antrópico, las principales fuentes de mortalidad de *Pinna nobilis* son la predación, la muerte natural por vejez y enfermedad y las muertes consecuencia de los efectos del estrés hidrodinámico (García-March y García-Carrascosa, 2003).

La predación afecta principalmente a los ejemplares juveniles, ya que los adultos poseen una concha demasiado dura como para que sea triturada por peces, o rota o perforada por pulpos, y un sistema de fijación al fondo muy desarrollado que disuade a predadores como los pulpos, por la imposibilidad de manejar la concha para poder abrirla (Fiorito y Gherardi, 1999).

Sin embargo, el estrés producido por las olas puede comprometer la supervivencia de los ejemplares más grandes implantados en cotas de profundidad inadecuadas, ya que la parte posterior sobresale considerablemente y queda muy expuesta (García-March et al. (b), *en prensa*). Además, la excesiva resuspensión de material del fondo producida por un exceso de oleaje puede suponer un problema a la hora de la selección de partículas por las branquias y los palpos labiales, con el consiguiente aumento en el consumo energético en moluscos no adaptados a altos niveles de partículas en suspensión (Foster-Smith, 1978).

El conocimiento de las tasas de mortalidad es un parámetro demográfico fundamental para el estudio de la dinámica de una población. Su conocimiento, además, permite establecer comparaciones entre poblaciones en buen estado, donde ya se haya caracterizado, y otras que puedan estar sufriendo algún tipo de impacto, permitiendo estimar las necesidades de aplicación de medidas de conservación. Asimismo, en zonas afectadas por algún tipo de impacto ambiental conocido, la comparación de las tasas de mortalidad por grupos de tamaño entre estas poblaciones y otras similares no afectadas por el mismo impacto, puede servir para estimar el efecto del factor ambiental que está comprometiendo la supervivencia de los individuos de la población situada en el hábitat degradado.

Por último, conocer la mortalidad por grupos de edad es útil para estimar si existe algún tamaño en el cual los ejemplares son más vulnerables y puede ser utilizado para establecer las diferencias entre poblaciones afectadas por distintos factores ambientales.

Gracias a que los muestreos fueron sucesivos, y sobre poblaciones cuyos individuos estaban claramente identificados, las estimas de mortalidad total han podido realizarse mediante el cálculo de la tasa instantánea de mortalidad, ampliamente utilizada en ecología y en biología de pesquerías (Gulland, 1983). Este modelo se puede aplicar siempre y cuando se pueda tener un par de estimas del número de individuos de una población (n_1 y n_2), separadas entre sí

por un cierto periodo de tiempo. Durante el intervalo de tiempo, la pérdida de contingente seguirá la relación:

$$n_2/n_1 = e^{-z(t_2-t_1)}$$

Siendo z el coeficiente total de mortalidad.

La aplicación de esta fórmula es sencilla y permite obtener un valor comparable entre distintas poblaciones e incluso, entre grupos de tamaño dentro de una misma población.

Se ha calculado el porcentaje de individuos muertos y el coeficiente total de mortalidad cada año durante el periodo 1997-2000, así como la mortalidad total en cada una de las poblaciones, con la intención de evaluar las diferencias de mortalidad entre cotas de profundidad. Además, se ha subdividido el total de individuos de cada población en grupos de 15 cm, se ha calculado el porcentaje de ejemplares muertos en cada grupo y su coeficiente total de mortalidad y, después, se ha comparado el número de ejemplares muertos observado por cada grupo de tamaño con el número de ejemplares muertos esperado mediante un test χ^2 , para poder distinguir si la mortalidad de cada grupo es aleatoria o existe algún grupo de tamaños cuya supervivencia está comprometida.

2.5.6 Estudio del crecimiento de los ejemplares de *Pinna nobilis*.

Los estudios de crecimiento de los individuos de una población son útiles para establecer las variaciones de biomasa individual, parámetro necesario para establecer las relaciones entre el aspecto trófico y demográfico de un sistema y que afecta a la variación de la biomasa total, aunque no al número de individuos, pero también sirven para obtener los criterios que permiten averiguar la edad de los individuos cuando ésta no se conoce directamente. Esta última es la característica diana de los estudios de crecimiento realizados generalmente sobre *Pinna nobilis*.

El crecimiento se expresa, fundamentalmente, como la variación de una dimensión cualquiera del individuo en función de la edad. Generalmente, esta dimensión es el peso, una magnitud susceptible de aumentar gradualmente cada vez con más lentitud hasta aproximarse a un máximo asintótico. Uno de los modelos de crecimiento más comúnmente utilizados es el de Von Bertalanffy (VB),

$$L = L_{\max} (1 - e^{-kt})$$

Donde L = tamaño actual

L_{\max} = tamaño máximo de la población

k = velocidad a la que se alcanza el tamaño asintótico (L_{\max})

t = tiempo

Este modelo tiene la ventaja de que está respaldado por un razonamiento biológico convincente, el hecho de que un organismo absorba alimento por una superficie que, en general, es proporcional al cuadrado de una dimensión lineal.

Sin embargo, a menudo es mucho más sencillo medir la longitud de una dimensión determinada y relacionar su tasa de crecimiento con los procesos metabólicos del organismo. En el caso de *Pinna nobilis*, no es posible pesar los ejemplares *in situ* para realizar estudios de crecimiento y se considera que el parámetro que refleja mejor la edad de los individuos es la longitud antero-posterior de las valvas (Moreteau y Vicente, 1980; Richardson et al., 1999; 2004).

Se han realizado muy pocos estudios de crecimiento *in situ* en *Pinna nobilis*. Las primeras experiencias fueron realizadas en el Parque nacional francés de Port Cros por Moreteau y Vicente (1980), pero, como ya se ha expuesto anteriormente, diversas causas produjeron demasiada imprecisión en las medidas de los tamaños totales, lo que finalmente impidió que se pudiera realizar una estima de crecimiento a partir de los datos obtenidos. Por lo tanto, la primera ecuación de crecimiento realizada por este equipo fue calculada a partir de las medidas de ejemplares muertos y de las posiciones de las marcas del músculo aductor posterior. Recientemente, Siletik y Peharda (2003) han realizado una estima de crecimiento a partir de las distribuciones de tamaños obtenidas a lo largo de varios años de muestreo en los ejemplares del parque nacional de Mljet, en Croacia.

Existen diversas formas de calcular los parámetros de la ecuación de VB a partir de las medidas repetidas de los ejemplares. Moreteau y Vicente (1980) y, posteriormente, Siletik y Peharda (2003) han utilizado el diagrama de Gulland-Holt, que representa las tasas de crecimiento frente a la talla media y que utiliza las medidas sucesivas de los individuos tras un periodo de tiempo conocido. Moreteau y Vicente (1980) utilizaron también los diagramas de Ford-Walford, aplicados a los datos de tamaños totales obtenidos a partir de las posiciones del m.a.p. Mediante estos diagramas se obtienen los parámetros de la ecuación de crecimiento a partir de la ecuación lineal resultante de la regresión entre los tamaños iniciales y finales de los individuos tras un periodo de tiempo conocido.

En moluscos bivalvos con grandes densidades de población y relativamente fáciles de muestrear, también se pueden realizar estimas de crecimiento medio a partir de la información de los histogramas de frecuencias de tallas, como expone Cerrato (1980) para *Donax incarnatus*. Este tipo de histogramas suele presentar más de una moda, que se interpretan como periodos de reclutamiento. Estas modas pueden ser seguidas en el tiempo al realizar nuevos estudios de distribución de tamaños. Una vez se ha identificado la posición de cada pico se puede establecer la relación entre tamaño y tiempo absoluto. Representando el tamaño medio para cada clase de edad frente al tiempo, se puede construir una curva de crecimiento para la población. La

utilización de esta metodología en *P. nobilis* se ve condicionada por la baja densidad de individuos de sus poblaciones, por lo que no se ha utilizado hasta el momento. De hecho, se estima que se pueden localizar y medir unos ocho ejemplares previamente inventariados en una inmersión de 60 minutos a 13 m de profundidad, por lo que para localizar y medir de nuevo un total de 100 individuos, serían necesarias unas 12-13 inmersiones (García-March y García-Carrascosa, 2003).

Otra limitación que plantean la mayoría de estos métodos es que requieren que se utilice el mismo periodo de tiempo entre las medidas de todos los individuos, por lo que no se pueden utilizar las medidas sucesivas de ejemplares que no hayan sido realizadas en el mismo periodo y se puede perder información. Además, no tienen en cuenta el efecto producido por la realización de medidas consecutivas sobre un mismo ejemplar, por lo que o bien se introduce el error de las variabilidades individuales en las estimas de crecimiento o bien se pierden todas las medidas repetidas excepto la primera y la última.

Para evitar la pérdida de datos producida por la necesidad de la existencia de periodos de tiempo iguales entre todas las medidas, en los ensayos realizados en la población de Moraira se ha probado la utilidad de los métodos de marca-recaptura (M-R) utilizados habitualmente para estudiar crecimiento de peces (Dykhuizen y Mollet, 1992; Schirripa y Burns 1997), tortugas (Kennet, 1996; Litzgus y Brooks, 1998; Aresco y Guyer, 1999) y crustáceos (Mcgarvey et al., 1999), cuando no existe ninguna relación entre el tamaño de los especímenes y alguna marca externa claramente visible. A diferencia de los dos métodos anteriores, para los estadísticos de M-R es necesario que los intervalos de medida sean lo más diferentes y aleatorios posible.

Existen distintos métodos diseñados para el cálculo de las ecuaciones de crecimiento cuando no existe una relación clara entre el tamaño y la edad de los individuos. Mediante el método de Fabens (1965) se pueden ajustar las ecuaciones utilizando el método de Newton-Raphson por medio del cual se obtienen los ceros de la ecuación calculada con el estadístico de los mínimos cuadrados. Sin embargo, produce imprecisiones importantes cuando la variabilidad individual es grande (Ratkowsky, 1985; James, 1991), tendiendo a infravalorar los valores de K y a sobrestimar los valores de L_{max} (Sainsbury, 1980; Maller y De Boer, 1988; James, 1991). Un método similar, pero que corrige las desviaciones producidas por las variaciones en L_{max} entre individuos asumiendo que las asíntotas individuales de las curvas de VB son aleatorias, fue propuesto por James (1991). Más recientemente, Wang (1999) generalizó el trabajo de James al considerar los modelos de crecimiento con covariables dependientes del tiempo y componentes estocásticos, lo que le permitió obtener funciones de estimación de los parámetros de crecimiento donde se incluyen los efectos del marcado y los efectos estacionales.

Sin embargo, todos estos métodos se basan en una simple captura y

recaptura y requieren que se utilice sólo la primera y última captura de cada individuo, por lo que no solucionan el principal problema que presentaban el resto de métodos. Sin embargo, recientemente, Wang (2004) ha publicado un trabajo donde se tienen en cuenta, además de los efectos estacionales y del marcado en el crecimiento, los efectos de las múltiples recapturas con edades desconocidas para todos los animales, lo que permite el uso de todos los datos en su conjunto sin la necesidad de sub-muestrear la matriz.

Por lo tanto, para los cálculos de las ecuaciones de crecimiento se ha utilizado el modelo propuesto por Wang (2004). Por razones obvias no se citan aquí los estadísticos utilizados para los cálculos. Estos se basan en la aplicación de las Ecuaciones de Estimación Generalizadas (EEGs) (Liang y Zeger, 1986, en Wang, 2004) y los cálculos estadísticos se han realizado mediante el programa NLIN (SAS Inc.).

Para comprobar las diferencias entre las ecuaciones de crecimiento de cada población se ha utilizado el estadístico generalizado de T^2 (Anderson, 1971).

2.5.7 Efectos del hidrodinamismo en la supervivencia de *Pinna nobilis*.

Como se ha indicado en apartados anteriores, las grandes dimensiones de *P. nobilis* confieren a la especie la característica de ser el mayor molusco bivalvo del Mediterráneo, alcanzando tamaños superiores a un metro, aunque por lo general es difícil localizar ejemplares de dimensiones superiores a los 75 cm (Templado, 2004).

Las dimensiones tan espectaculares de *Pinna nobilis* son consecuencia principalmente del considerable desarrollo de los lóbulos del manto más allá de los músculos aductores posteriores, lo que ha permitido un enorme desarrollo de la parte posterior de las valvas. La forma de la concha de *P. nobilis*, con una gran superficie en visión lateral y una superficie mucho más estrecha en visión dorsoventral, así como su extremo puntiagudo, explican su nombre común anglosajón "fan mussel", o mejillón abanico.

La típica disposición de *Pinna nobilis* sobre el sustrato y el gran tamaño de los individuos, le permite explotar la capa de agua situada por encima del sedimento, reducir la entrada de partículas en la cavidad paleal sin la necesidad de la fusión de los lóbulos del manto y el desarrollo de sifones, y con la ventaja extra de poder desarrollar branquias de grandes dimensiones, lo que mejora la eficacia de alimentación y respiración.

No obstante, una de las desventajas más importantes de este modo de colonización de hábitat, es la considerable parte de la concha que queda expuesta fuera del sustrato (más de 35 cm en algunos casos) y que puede sufrir los efectos de los ataques de depredadores y del estrés hidrodinámico. Los ejemplares de *Pinna nobilis* poseen diversas estrategias para protegerse de

este tipo de incidencias. Por lo general, los individuos permanecen entre las hojas de *Posidonia* con las valvas recubiertas de epibiontes (Zavodnik, 1967, Corriero y Pronzato, 1987; Giacobbe, 2002) que contribuyen a la crípsis de los ejemplares. Además, la resistencia de las valvas de la especie, así como la fuerza de los músculos aductores y los filamentos del biso, reducen la vulnerabilidad de los especímenes grandes frente a los depredadores. Como consecuencia, aunque los individuos jóvenes y pequeños están más ocultos que los grandes, son más vulnerables a los depredadores y *P. nobilis* es un molusco bivalvo muy especializado, con una baja tasa de reclutamiento y cuya estrategia ecológica radica en la supervivencia de los especímenes adultos (estratega de la K). Sin embargo, las grandes dimensiones de los ejemplares más viejos, así como su forma, los hace más vulnerables al estrés mecánico, como el producido por el movimiento de las olas al aproximarse a la costa.

El Mediterráneo occidental se caracteriza por ciclos estacionales y subestacionales con periodos de gran estabilidad atmosférica, que producen aguas calmadas (al principio del otoño, hacia el final del invierno y a mediados del verano) y periodos con rápidos cambios en la presión atmosférica asociados a fuertes gradientes horizontales de presión que producen fuertes vientos y grandes olas (a mediados de septiembre y a finales de octubre) con tormentas extremas produciéndose periódicamente y que a veces infligen grandes daños a las infraestructuras costeras, como puertos y playas (Duarte et al., 1999a).

En este contexto, *P. nobilis* se ve sujeta a largos periodos de moderado o bajo estrés hidrodinámico y a eventos periódicos más cortos con fuerte inestabilidad hidrodinámica. Estas tormentas pueden ser críticas para la supervivencia de los adultos más grandes y determinantes de la estructura de la población, dependiendo de la relación de los ejemplares con la pendiente del fondo, el índice de exposición al oleaje, las características de las olas y la distribución en profundidad del hábitat ocupado por la población.

Las olas que más comúnmente pueden interaccionar con los ejemplares de *Pinna nobilis* se pueden describir matemáticamente mediante la teoría lineal del oleaje (antes del proceso de rotura de la ola). Según esta teoría, la longitud de onda determina el tamaño de las órbitas, mientras que la profundidad determina su forma. Cuando el agua pasa por zonas donde el fondo se encuentra a gran profundidad ($>1/20$ la longitud de onda (l)), el agua por debajo de la ola se mueve en órbitas circulares. Durante la aproximación a la costa, las olas sufren una serie de procesos como consecuencia de la proximidad del fondo, que transforman su estructura, longitud de onda, periodo y altura, hasta el momento en que se la cresta se vuelve inestable y rompe sobre el fondo. Esta interacción entre olas profundas y el fondo es la responsable de que las primeras se conviertan en olas de transición y someras según se aproximan a la costa. Las órbitas de las moléculas de agua en olas moviéndose en cotas superficiales están achatadas por la proximidad del fondo y directamente en el sustrato, que es la zona donde el agua interacciona con los organismos bentónicos y con los ejemplares de *Pinna nobilis*, el movimiento del agua es estrictamente paralelo al fondo (Denny, 1995) en una dirección de

vaivén.

Las olas de rompiente, que se describen mediante la teoría solitaria de la ola, siguen un régimen de remolinos turbulentos y, de acuerdo con la típica distribución batimétrica de los individuos de *Pinna nobilis*, sólo pueden afectar a esta especie en las cotas más superficiales y durante los periodos de alturas de oleaje extremos.

Al contrario que las hojas de *Posidonia*, que pueden oscilar con el movimiento del agua (Granata, et al., 2001), la concha de los ejemplares adultos de *P. nobilis* se puede considerar completamente rígida y fija al fondo. Además, la forma en abanico de la concha puede suponer diferencias muy importantes en la resistencia al avance del agua entre las posición lateral y dorso-ventral de la concha respecto a la dirección del movimiento del agua.

Hasta la fecha, el mecanismo físico de las relaciones entre el estrés producido por el oleaje y el tamaño de los animales que viven en hábitats expuestos a este no ha podido ser especificado claramente, aunque es común que en zonas batidas por el oleaje los tamaños de los animales y plantas sean menores en las zonas de mayor energía y, en cualquier caso, menores que aquellos predichos por los modelos de riesgo de arrancamiento (Denny, 1999).

Aunque Massel y Done (1993) y Massel (1996) no observaron este tipo de relación entre el tamaño de corales y la velocidad del agua en la zona infralitoral, el análisis de sus datos realizado por Denny (1999), indica que la resistencia de los corales masivos considerados se incrementa con el peso de los mismos, en una relación de L^3 y no con la superficie de fijación, como suele ser habitual en lapas (L^2). Por lo tanto, la resistencia de los corales aumenta más rápidamente que el incremento de estrés como consecuencia del crecimiento, siendo por lo tanto el riesgo de arrancamiento independiente del tamaño y forma de los corales.

Dejando a un lado el caso especial de los corales, las bajas aceleraciones del agua en la zona infralitoral deberían dar lugar a la presencia de grandes organismos (Denny, 1999) y, por lo tanto, lo contrario también debería ser cierto. Además, la resistencia de *Pinna nobilis* está relacionada con la fijación mediante filamentos del biso y con una posición vertical sobre el sustrato (no tumbada como en el caso de *Mytilus*) y, por lo tanto, no sigue una relación similar entre resistencia y forma del animal como por ejemplo en el caso de una lapa (Denny 2000; Denny y Blanchette, 2000) y no se puede descartar que la resistencia aumente a una velocidad menor que el incremento en las fuerzas de rozamiento producido por el crecimiento de la concha.

La existencia de una relación directa entre el hidrodinamismo y la estructura de la población de *Pinna nobilis* (ocupación del hábitat, segregación de tamaños con la profundidad, orientación, distribución a lo largo de la costa, etc.) puede ser la respuesta a muchas de las características ecológicas de la especie relacionadas con la estructura poblacional que permanecen sin ser

explicadas hasta la fecha, y que fueron tratadas con detalle en el apartado de Antecedentes.

Además, el conocimiento de las relaciones entre la velocidad del agua movida por las olas y la estructura poblacional es de una importancia fundamental para el desarrollo de futuras políticas de conservación y el diseño de campañas de reconstrucción del stock en zonas donde la especie ha desaparecido, en la medida en que el rango batimétrico, la exposición al oleaje de la zona, densidad de fascículos de la pradera, el tamaño de los animales y la orientación de las valvas debería ser tenido en cuenta antes de realizar cualquier trasplante de individuos. Además, la transformación de la costa, debido principalmente a actividades de origen antrópico, como la construcción de puertos, rompeolas, rehabilitación de playas, etc., puede modificar sus características hidrodinámicas y, por tanto, afectar a las poblaciones cercanas de *Pinna nobilis* a medio-largo plazo.

Para estimar la importancia del hidrodinamismo al que se encuentran sometidos los ejemplares de las poblaciones 1 y 2, se han utilizado los datos de altura significativa, periodo de pico y dirección de las olas de la salida del modelo de puntos WANA de Puertos del Estado durante el periodo 1996-2004, ambos inclusive. Se ha utilizado los valores de la estación más cercana, situada en el Peñón de Ifach (punto WANA 2049029).

En un principio se han considerado tres alturas de ola distintas (con sus correspondientes periodos de pico), de forma que representen un intervalo de velocidades de oleaje suficientemente significativo, por encima de un mínimo de altura de ola. Además, el 31 de octubre de 2003 se produjo en Moraira la tormenta de componente sur más grande que se recuerda en las últimas dos décadas. Las olas fueron tan grandes en la ensenada de Moraira que incluso saltaron por encima de la escollera del puerto de Moraira (Figura 31), y produjeron importantes destrozos en las estructuras costeras (Figura 32).



Figura 31. Olas saltando por encima de la escollera del rompeolas de Moraira durante el temporal del 31 de octubre de 2003.



Figura 32. Efectos del temporal en las estructuras costeras de la población de Moraira.

La exploración de los fondos cuatro días después del temporal permitió comprobar como el oleaje había producido importantes destrozos en la población 1, situada a 13 m de profundidad, donde se localizaron numerosos ejemplares muertos, arrancados e incluso algún individuo partido, con el extremo anterior aún clavado en el fondo (Figuras 33 y 34). Estos efectos fueron mucho más importantes en la P1 (-13 m) que en la P2 (-6 m).

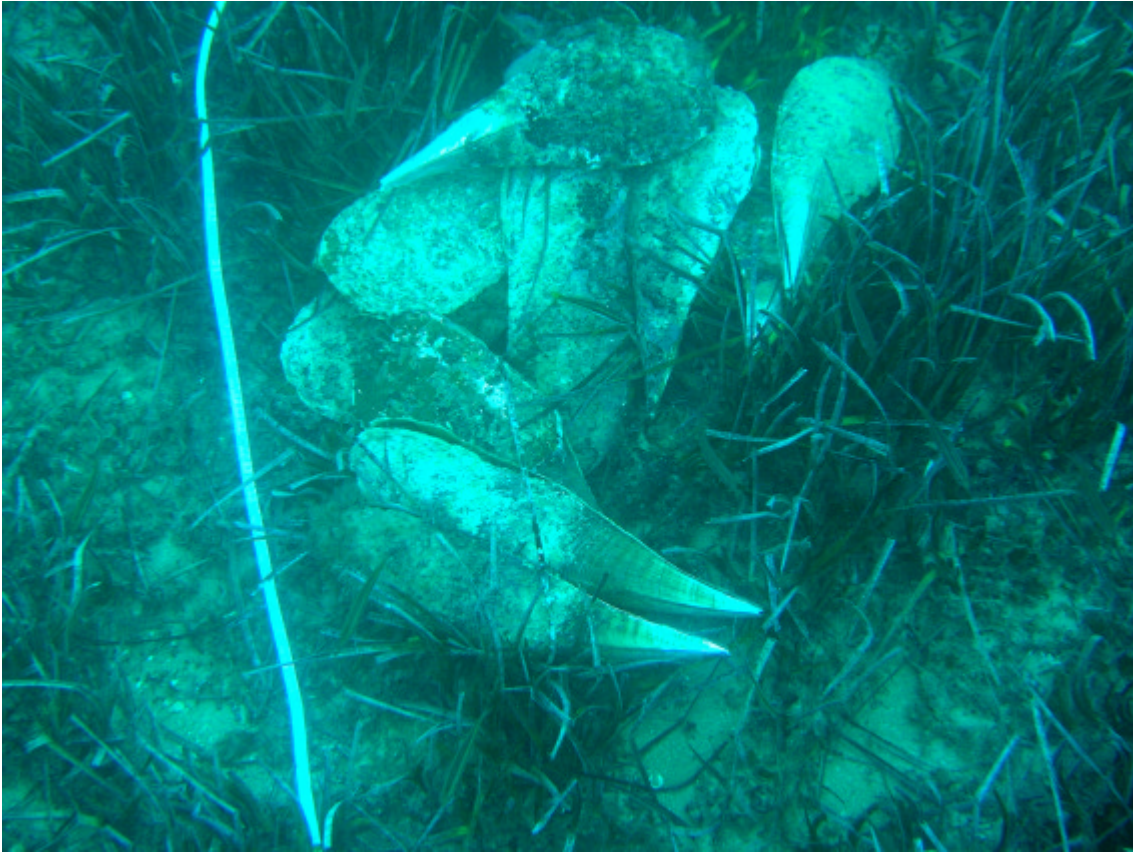


Figura 33. Ejemplares encontrados muertos después del temporal

Por lo tanto, se han considerado los siguientes cinco supuestos: i) altura significativa media durante la serie temporal ($H_s=0,64$ m; $T_p=5,2$ s) ii) media de las máximas alturas significantes anuales ($H_s=1,9$ m; $T_p= 7,4$ s) iii) altura significativa de una típica tormenta de componente sur ($H_s= 2,5$ m; $T_p= 7,6$), iv) máxima altura significativa de ola durante la tormenta del 31 de octubre de 2003 ($H_s=3,7$ m ; $T_p= 10,2$ s), y v) altura de ola máxima durante la misma tormenta (Tabla 12). No se han considerado las olas más comunes con alturas de oleaje menores, (por debajo de 0,64 m) ya que se ha supuesto que las velocidades del agua producidas no deben suponer problemas para la supervivencia de los individuos.

Tabla 12. Altura significativa y periodo de pico de los cinco casos de altura de ola considerados. H_{max} , altura máxima de la ola calculada con los métodos que se explican en el texto.

Hs (m)	Tp (s)
0,64	5,2
1,90	7,4
2,50	7,6
3,70	10,2
H_{max}	10,2



Figura 34. Individuo partido por el temporal. Los filamentos del biso aún estaban unidos al sustrato, mientras que la parte blanda había sido comida por los peces.

Para el cálculo de la altura máxima de la ola producida durante el temporal de octubre de 2003 se ha aplicado el método 2 del apéndice 1, aconsejado por Denny (1995). Según este modelo, el periodo de retorno (t_r) (en segundos) de una ola de altura dada H_0 es:

$$t_r = \langle t \rangle / \text{Prob}(H_0 > h)$$

donde la probabilidad de que la altura de una ola (H_0) sea superior a un valor dado h es:

$$\text{Prob}(H_0 > h) = \frac{S_{\text{todo}i} S_{\text{todo}j} \{ \exp[-2,338(h/h_s)_i^2] \} (1/t_j) p_{ij}}{S_{\text{todo}i} S_{\text{todo}j} (1/t_j) p_{ij}}$$

Debido a que el denominador de esta función es el recíproco de la frecuencia

de la ola H_0 ,

$$1/\langle t \rangle = S_{\text{todoi}} S_{\text{todoj}} (1/t_j) p_{ij}$$

podemos sustituir en (2) el denominador

$$\text{Prob}(H_0 > h) = S_{\text{todoi}} S_{\text{todoj}} \{ \exp[-2,338(h/h_s)_i^2] \} (1/t_j) p_{ij} / 1/\langle t \rangle$$

Y, por lo tanto, simplificando en la ecuación (1), t_r puede ser calculado como:

$$t_r = 1/S_{\text{todoi}} S_{\text{todoj}} \{ \exp[-2,338(h/h_s)_i^2] \} (1/t_j) p_{ij}$$

donde h_s es la altura de ola significativa, t es el periodo de la ola, y p_j es la probabilidad de cada altura significativa de ola en una costa y en un periodo de tiempo considerado.

Los valores de H_0 deben ser calculados mediante un sistema iterativo, asignando un valor de h para el cual t_r sea correspondiente al periodo de retorno considerado en segundos. En el caso en cuestión, se ha seleccionado un periodo de retorno de 24 horas (86400 s), considerando las alturas de ola, periodos de pico y probabilidades de cada ola durante el día en el que se produjo el temporal (Tabla 13).

Tabla 13. Datos de altura significativa (h_s) y periodo de pico (t_p) utilizados para el cálculo de la altura máxima de ola durante el temporal del 31 de octubre de 2003. p , probabilidad de cada ola. Datos obtenidos del modelo de puntos WANA de Puertos del Estado (punto 2049029).

Día	Hora	h_s	t_p	p
31	0	1,3	5,7	0,1429
31	3	1,3	5,7	0,1429
31	6	2,1	6,9	0,1429
31	9	2,7	10,2	0,1429
31	12	3,4	10,2	0,1429
31	15	3,7	10,2	0,1429
31	18	2,5	10,2	0,1429

Las velocidades del agua han sido calculadas para 6 y 13 m de profundidad (correspondiente a la profundidad de cada población), usando la teoría lineal del oleaje para todos los casos, excepto para calcular las velocidades del agua de la mayor ola durante el temporal de octubre de 2003 en la población 2 a 6 m de profundidad, para la que se ha utilizado la teoría solitaria del oleaje. Las ecuaciones utilizadas respectivamente son las siguientes:

$$U_1 = (\pi h_0/t) [1/\sinh(kd)]$$

$$U_2 = 0,3 * [g * (h+d)]^2$$

donde h es la altura de ola, t es el periodo, k es el número de ola ($k=2\pi/l_w$), d es la profundidad y g es la aceleración de la gravedad ($9,81 \text{ m/s}^2$).

Para los cálculos del cambio de la ola según se aproxima a la costa (*shoaling*), se ha utilizado la ecuación:

$$H_i = H_0 \left\{ \frac{\sinh(2k_i d_i) [2k_0 d_0 + \sinh(2k_0 d_0)]}{\sinh(2k_0 d_0) [2k_i d_i + \sinh(2k_i d_i)]} \left(\frac{\tanh(k_0 d_0)}{\tanh(k_i d_i)} \right) \right\}^{1/2}$$

donde H_0 es la altura máxima de la ola medida en alta mar a una profundidad d_0 , H_i es la máxima altura de ola medida a una profundidad d_i , después de la aproximación a la costa y \sinh , \cosh y \tanh son el seno, coseno y la tangente hiperbólicos, respectivamente. De nuevo, K es el número de ola y l_w corresponde con la longitud de onda y puede ser calculada según la ecuación:

$$L_w = (gt^2/2\pi) (\tanh[4\pi^2 d/t^2 g])^{1/2}$$

Mediante estas ecuaciones se puede calcular la velocidad del oleaje en un fondo desprovisto de cobertura vegetal. Sin embargo, ambas poblaciones estudiadas se encuentran dentro de la pradera de *Posidonia oceanica*. Las fanerógamas marinas tienen la capacidad de incrementar la deposición de partículas (Ward et al., 1984; Duarte et al., 1999b; Granata et al., 2001) y reducir la erosión del fondo y de la línea de costa, sobre todo por los distintos grados de control que ejercen sobre la resuspensión de las partículas, dependiendo de la cobertura de las hojas y de la estructura de tallos y rizomas (Gacia et al., 1999; Terrados y Duarte, 2000; Gacia y Duarte, 2001). Además, la velocidad del agua es reducida drásticamente en la capa de interfase con las hojas (Van Keulen y Borowitzka, 2000; Granata et al., 2001) y éstas pueden elevar el límite de la interfase unos 10 cm en comparación con los fondos sin vegetación (Gacia y Duarte, 2001). Por lo tanto, para simular la atenuación de la energía producida por la mata de *P. oceanica*, las velocidades obtenidas mediante las ecuaciones anteriores han sido divididas por un factor aproximado de 1/2. Los valores de atenuación de la energía pueden variar dependiendo de la época del año, ya que la longitud de las hojas de *Posidonia* y, por lo tanto, el área de su superficie proyectada es fuertemente estacional (Marba et al., 1996; Gacia y Duarte 2001; Guidetti et al., 2002). No obstante, el rango medio de atenuación de la energía por *P. oceanica* oscila alrededor de este valor (Gacia et al., 1999) y se ha considerado que el rango de velocidades utilizadas y corregidas mediante dicho factor debe encontrarse dentro de unos límites de confianza razonables.

El rango de velocidades obtenido de esta forma ha sido utilizado para experimentar las fuerzas de rozamiento a las que se ven sometidos los ejemplares de *Pinna nobilis* en condiciones naturales y para calcular el coeficiente de rozamiento de la concha de un ejemplar de *P. nobilis*. Se ha utilizado un individuo adulto de 55 cm de longitud recogido muerto a 13 m de profundidad en la ensenada de Moraira. Para ello, el ejemplar ha sido dispuesto en el canal de ensayos hidrodinámicos de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Navales de Madrid (ETSIN), que tiene unas dimensiones de 100 m de largo, 3,8 m de ancho y 2,2 m de profundidad, en las dos posiciones

consideradas con anterioridad, la lateral y la dorso-ventral, para comprobar las diferencias dependientes de la posición de la concha (Figura 35). No se ha considerado la fuerza de despegue (*lift*), porque *P. nobilis* está parcialmente incluida en el sedimento y el material que se encuentra debajo del animal no puede transmitir valores significativos de presión hidrostática, al contrario de lo que ocurre con otras especies como *Mytilus edulis* en la zona de rompientes (Denny, 1995) o con los grandes corales en zonas infralitorales (Denny, 1999).

La fuerza de rozamiento ha sido calculada según la ecuación de Morison:

$$D_c = 2D_f/dv^2A_s$$

Donde D_c es el coeficiente de rozamiento, D_f es la fuerza de rozamiento obtenida empíricamente en el canal de ensayo, d es la densidad del agua, v es la velocidad del agua y A_s es la superficie de la concha proyectada en un plano.

Además, se ha calculado la superficie de las valvas expuesta fuera del sustrato de cada individuo de ambas poblaciones, mediante dos regresiones potenciales entre la longitud antero-posterior y las superficies dorso-ventral y lateral de la concha, respectivamente. Para realizar estas regresiones, se han utilizado las valvas de 25 ejemplares de la colección de conchas del Laboratorio de Biología Marina, seleccionados en grupos de incrementos de la concha de 10 cm (Tabla 14). Para obtener la porción de la concha desenterrada en cada individuo se ha utilizado la línea que se observa en la mayoría de individuos producida por la ausencia de epibiontes en la zona enterrada (Moreteau y Vicente, 1980).

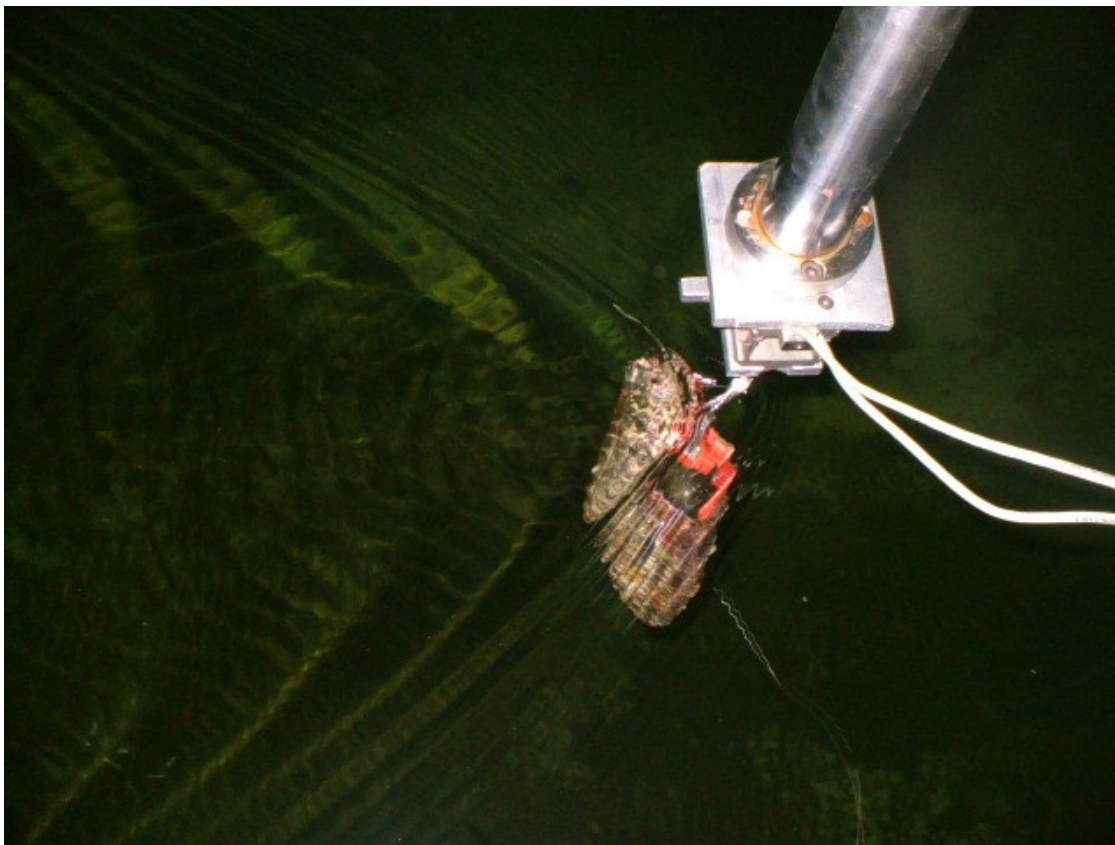


Figura 35. Experimento de las fuerzas de rozamiento que afectan a un ejemplar de *Pinna nobilis* en el canal de ensayo de la ETSIN de Madrid.

Para las estimas de la superficie de la concha se ha realizado un análisis de imagen de las fotos de todos los ejemplares en su cara lateral y dorso-ventral, utilizado el programa Image Tool para Windows. Todas las posiciones de los individuos de las poblaciones han sido aproximadas a una de estas dos posiciones según el grado de exposición al oleaje de la bahía (N-S= dorso-ventral y E-O= lateral).

Una vez conocida la superficie de cada ejemplar, se han calculado las fuerzas de rozamiento soportadas por cada individuo según cada uno de los cinco casos de altura de ola y periodo de pico considerados y el coeficiente de rozamiento correspondiente a la velocidad del agua. Además, se han realizado comparaciones entre las fuerzas medias de rozamiento soportadas por cada población en cada uno de los cinco casos. Por último, se ha calculado la fuerza necesaria para arrancar los individuos que habían muerto por causa del temporal de acuerdo con su orientación cuando esta se conocía.

Para comprobar las diferencias en las velocidades del agua entre profundidades, fuerzas de rozamiento y coeficientes de rozamiento en cada orientación de las valvas del ejemplar utilizado para el ensayo en el canal, así como las fuerzas de rozamiento producidas sobre los individuos de cada población en cada uno de los cinco casos, se han realizado análisis mediante el modelo lineal general (MLG) para medidas repetidas, usando el programa estadístico SPSS. El análisis de las diferencias en las fuerzas de rozamiento

entre poblaciones de acuerdo con las velocidades del agua producidas por cada altura de la ola, ha sido realizado mediante una t-Student.

Tabla 14. Ejemplares utilizados para el cálculo de las ecuaciones potenciales entre la longitud total (Ht) y la superficie dorso-ventral y lateral. ID, identificación de cada ejemplar.

ID	Ht	Dorso-ventral	Lateral
1S	9,8	4,8	14
2S	11,4	6,6	26,2
3S	11,5	6,9	29
4S	20,6	23	93,3
5S	21,8	26,9	119,8
6S	23,5	24,8	108
7S	23,8	34,2	139,9
201	30,1	50,8	173,4
8S	31,3	66,7	200,2
24M	32	61,6	204,1
9S	32,7	61,8	223,2
10S	41,5	72,5	311,4
11S	41,7	101,5	323,6
7M	46,5	137,4	426,1
12S	50	100,4	472,6
13S	51,7	143,9	532,3
14S	52,3	169,3	530,3
151	56,3	183,4	580,9
9M	58,8	162,4	749,9
15S	59	127,3	586,7
52	60,5	110,6	550,6
16S	64,3	197,3	733,9
17S	71	212,5	805,5
18S	74	221,5	965,1
19S	75	277,4	900,9

2.6 Estudio morfoanatómico del sistema de fijación.

El biso es un sistema de fijación al sustrato utilizado por numerosos moluscos bivalvos, formado por un conjunto de órganos y glándulas que incluye el pie, los músculos retractores anteriores y posteriores del pie y los filamentos del biso.

Se trata de una estructura larval primitiva que se encuentra en los estados post-larvales de muchos bivalvos de vida libre, donde actúa principalmente a modo de fijación temporal. Su retención neoténica en los adultos de muchas especies de bivalvos condujo al desarrollo de las formas heteromiaras y monomiaras de la concha y ha determinado la capacidad de los bivalvos de ocupar hábitats epifaunales (Pricé, 1983; Morse y Zardus, 1997). Además, en algunos casos, como en *Mytilus edulis*, es utilizado como sistema de locomoción (Jackson et al, 1953, Allen et al., 1976, Pricé, 1983).

Según Coyne et al. (1997), se puede considerar a los filamentos del biso "indudablemente entre los tendones más peculiares de la naturaleza". Esta apreciación se debe a que está demostrado que los filamentos están formados por colágeno, si bien éste presenta una serie de características que lo hacen distinto del que se puede localizar en los tendones. A diferencia de éstos, la microestructura del colágeno del biso no es periódica y no se convierte en gelatina al ser hervido, poseyendo una temperatura de contracción muy alta (90° C) (Smeathers y Vincent, 1979). Además, se han encontrado evidencias claras de que el colágeno del biso posee dominios similares a los de las fibroínas de la seda de las arañas (Qin et al., 1997). Como consecuencia, se trata de un material que es fuerte y duro en uno de sus extremos, y flexible y elástico (hasta el 160%) en el otro, siendo 5 veces más resistente que el tendón de Aquiles (Coyne et al., 1997). Se estima que en *Mytilus edulis*, cada uno de estos filamentos es capaz de soportar una tensión de 0,25 N antes de romperse y que el conjunto del biso puede absorber hasta 12 Jcm⁻³ de energía (Smeathers y Vincent, 1979). En *M. californianus* se ha demostrado que tan solo 9 filamentos son capaces de soportar un pico de fuerza de 15 N antes de romperse. Además, todos los filamentos no sufren la tensión al mismo tiempo, sino que sus características elásticas permiten que según vaya aumentando la tensión, nuevos filamentos entren progresivamente en funcionamiento contribuyendo a contrarrestarla. Al mismo tiempo, el animal trata de ajustar y disminuir las tensiones con movimientos del pie (Bell y Gosline, 1996). Además, el biso dañado por la tensión puede recuperar sus características originales si se relaja durante varias horas, por lo que puede continuar realizando su función durante varios procesos de estrés mecánico (Smeathers y Vincent, 1979).

La motivación principal del estudio detallado del sistema de fijación de *Pinna nobilis* es poder estimar el esfuerzo que dedican los ejemplares a la fijación al fondo, conocer en detalle cuales son las estrategias de fijación al sustrato que permiten a la especie desarrollar su característico modo de vida epifaunal y evaluar las posibilidades de desplazamiento de los individuos de *P. nobilis* mediante los filamentos del biso. Para describir el complejo del biso de esta especie, se ha utilizado como modelo el sistema de fijación de *Mytilus edulis*, sobre el cual se han realizado gran cantidad de los estudios Pricé (1983).

Los individuos de la especie *Mytilus edulis* utilizan dos estrategias distintas para su desplazamiento, basadas ambas en la liberación de filamentos viejos y la generación de otros nuevos. Una de ellas consiste en un proceso paulatino y continuo, mientras que la otra consiste en la liberación desde la raíz de todo el paquete de filamentos y la generación posterior de otro nuevo (Jackson et al., 1953; Allen et al., 1976; Pricé, 1983). En el presente estudio se ha considerado la posibilidad de que los individuos de *Pinna nobilis* utilicen cualquiera de estos dos mecanismos para su posible desplazamiento y de que permanezcan en el complejo del biso algunas estructuras residuales tras la liberación de algunos filamentos, o del penacho en su totalidad, que permitan confirmar el desplazamiento mediante este sistema en los ejemplares estudiados.

Los especímenes de *Pinna nobilis* utilizados para el presente trabajo fueron recogidos en inmersión con escafandra autónoma. Para extraer los ejemplares clavados en sustratos sueltos como arena, fango o maërl, se cavó cuidadosamente alrededor de la concha hasta dejar el biso al descubierto y así poder recoger los filamentos con todas las piezas del sedimento aún pegadas a las placas de adhesión. Para poder estudiar la fijación de los filamentos de un ejemplar localizado dentro de la mata de *Posidonia oceanica*, se recogió un individuo hallado arrancado aún vivo, probablemente por la acción de algún trasmallo y que conservaba la mayoría de la estructura del biso aún intacta unida a rizomas y restos biodetríticos. Para extraer el ejemplar localizado en la pradera de *Cymodocea nodosa* se realizó una excavación alrededor de la concha por debajo de su porción anterior enterrada, extrayendo toda la estructura de rizomas, sedimento y filamentos del biso evitando así su rotura durante el proceso. Para la extracción de este ejemplar, así como el individuo localizado en fango se aprovechó la necesidad de extracción de un grupo de 19 individuos para un estudio de contaminación química de la laguna del Mar Menor (García-March et al., 2002). Para el resto de ejemplares se contó con los permisos pertinentes de las autoridades. Los individuos fueron anestesiados con cloruro magnésico ($MgCl_2$) al 7% y conservados en formol al 4% tamponado a pH ligeramente básico (7,6).

Se han realizado disecciones de los músculos retractores posteriores del pie de los distintos individuos para el reconocimiento de la estructura anatómica general del complejo, así como estudios detallados de las distintas formas de fijación de los filamentos al sustrato, siguiendo el recorrido del filamento desde la salida por el orificio del biso hasta su fijación. Para ello, se ha utilizado la

microscopía óptica y se han realizado dibujos mediante cámara clara. Para obtener imágenes de mayor detalle de los filamentos y de su estructura microscópica, se ha usado el microscopio electrónico ambiental de barrido (MEAB) ESEM Philips XL 30.

Se han recogido cinco ejemplares de tres localidades del Mediterráneo ibérico y 5 tipos distintos de fondo, enumerados a continuación:

1. Moraira (Alicante), implantado en *Posidonia oceanica*, a 7,5 m de profundidad.

La pradera de *Posidonia oceanica* de la ensenada de Moraira se extiende desde los 2 m hasta los 22 m de profundidad. En la zona de trabajo y donde fue recogido el individuo para el estudio de sus sistema de fijación (-7,5 m), la pradera se asienta sobre un sustrato arenoso, sobre el que genera una estructura muy heterogénea, con muchos canales y claros de pequeñas dimensiones entre numerosos escalones formados por pequeñas matas que han desarrollado un considerable crecimiento ortotropo. Así, en la zona de estudio es común observar plataformas de varios cientos de metros cuadrados, bordeadas por escalones de cierta altura (0,5 a 1 m), dentro de las cuales también se pueden observar algunos pequeños claros.

Dentro de las matas la densidad de fascículos es muy alta (alrededor de 500 fascículos/m²), presentando además una clara alternancia de densidad foliar y de longitud de las hojas dependiendo de la estación del año. En septiembre-octubre la cobertura foliar es relativamente baja y es muy común observar las hojas recortadas por la acción de peces como las salpas, mientras que en primavera la cobertura foliar es mucho más alta y oculta totalmente a los individuos de *Pinna nobilis*. La densidad de los rizomas en las matas es muy alta, y el sustrato donde se fijan los individuos está formado principalmente por rizomas, algo de sedimento arenoso y algunos restos biodetríticos de otros organismos, lo que en definitiva supone que los ejemplares más que enterrados en el fondo, están rodeados por los rizomas de la fanerógama entre los que se abren un hueco gracias a la forma de quilla de la concha.

2. Mar Menor, (Murcia), implantado en un sustrato de fango cubierto de *Caulerpa prolifera*, a 6 m de profundidad.

Los fondos costeros cubiertos por fangos suelen localizarse en zonas abrigadas, donde la reducida energía hidrodinámica permite el depósito de las partículas más finas. En este tipo de fondos el limitado intercambio de fluidos como consecuencia del reducido espacio intersticial entre las partículas del fango, los niveles altos de materia orgánica comunes de zonas enfangadas y los bajos niveles de movimiento del agua en la interfase con el sedimento, etc., contribuyen a que se generen ambientes reductores a pocos centímetros de la superficie. El metabolismo anaeróbico de los microorganismos en estas zonas produce moléculas de desecho con un alto poder corrosivo y desnaturalizador de proteínas, como el sulfhídrico (SH₂). Los moluscos que habitan este tipo de

sedimento suelen ser detritívoros, tener hábitos infaunales, poseer el manto fusionado, sifones desarrollados y un desarrollo importante del periostraco para proteger la concha de su disolución, o bien suelen ser filtradores con conchas ligeras y con formas aplanadas constituidas principalmente por calcita, para evitar el hundimiento en el fango. Por lo tanto, cuando un ejemplar de *P. nobilis* habita un fondo fangoso, se enfrenta principalmente a los problemas derivados de la falta de consistencia del sustrato, la disolución de la concha y los efectos de los compuestos generados en las zonas reductoras sobre los filamentos en contacto con el medio, así como de la localización de sustratos de tamaño idóneo donde fijar las placas de adhesión. Sin embargo, se beneficia de un reducido estrés hidrodinámico que le permite ocupar cotas más superficiales.

3. Mar Menor, implantado en un sustrato de arena fangosa, con pradera de *Cymodocea nodosa* y *Caulerpa prolifera*, a 0,5 m de profundidad.

Cymodocea nodosa es una especie pionera de fanerógama marina, que coloniza principalmente fondos arenosos, aunque también puede localizarse sobre fondos rocosos o mata muerta de *Posidonia oceanica*, constituyendo entonces una fase de degradación de esta comunidad. En los fondos arenosos, realiza un primer afianzamiento del sedimento, favoreciendo un mayor acúmulo de partículas y el incremento de materia orgánica del mismo. Su estructura es mucho más laxa que la de *P. oceanica*, con hojas de entre 10-45 cm y rizomas horizontales y verticales mucho menos gruesos y numerosos. Es común localizarla junto a otras fanerógamas o formando fondos mixtos con algas como *Caulerpa prolifera*, como en el presente caso. La localización de *C. prolifera* junto a *Cymodocea nodosa*, indica un considerable enfangamiento, óptimo para la cloroficea, y es común en lagunas litorales como el Mar Menor, o en la fase Lagunar del arrecife barrera de la Comunidad de las Praderas de *P. oceanica*.

La pradera de *Cymodocea nodosa* con *Caulerpa prolifera* de la Encañizada, donde se recogió el individuo para el estudio de su sistema de fijación presentaba una baja densidad foliar en el momento del muestreo, pero una estructura muy desarrollada en el estrato de rizomas, que alcanzaba una profundidad considerable en el sedimento (más de 20 cm), estando considerablemente compactado y afianzado por las raíces de la planta. Además, este sedimento presentaba numerosos restos biodetríticos de otros moluscos y equinodermos, así como numerosos restos enterrados de hojas de *Posidonia* que provenían de las matas localizadas en mar abierto.

4. Formentera (Islas Baleares), implantado en el borde de un canal de arena dentro de una mata de *Posidonia oceanica* a 27 m de profundidad.

Los fondos arenosos suponen un sustrato suelto de granulometría más o menos homogénea, cuyo diámetro de partículas está por debajo del tamaño de las placas de adhesión, por lo que resulta muy interesante comprobar qué estrategia de fijación utilizan los individuos de *Pinna nobilis* cuando están implantados en este tipo de sustrato. Además, la superficie de los fondos

arenosos suele tener un cierto grado de dinamismo, ya que la arena es movida por la acción hidrodinámica del oleaje que lava las partículas más finas, transporta los granos y genera los típicos *ripple marks*. Los canales entre matas de *Posidonia* suelen ser vías de drenaje del agua, donde pueden concentrarse ciertas corrientes más o menos direccionales y donde puede localizarse la Comunidad de las Arenas Gruesas y Gravillas con Corrientes de Fondo (gravas de anfióxos). La combinación de estas características supone un ambiente particular y distinto del resto de sustratos considerados, por lo que resulta muy interesante el estudio del sistema de fijación de los individuos implantados en este tipo de fondos.

5. Formentera, implantado sobre un fondo de maërl, a 42 m de profundidad.

El maërl es una comunidad del piso circalitoral muy rica en especies, dominada por rodófitas calcáreas de vida libre o rodolitos (entendiendo con este nombre las estructuras formadas por la especie *Lithothamnion coralloides* y *Phymatholithon calcareum* principalmente). Suele hallarse sobre fondos de arenas y gravas en zonas con intensas corrientes unidireccionales, situándose habitualmente entre 40 y 90 m de profundidad en el Mar Mediterráneo. Los rodolitos presentan una morfología muy variable, desde esferoidal a muy ramificada y generan un hábitat muy heterogéneo, con características intermedias entre sustratos sueltos y duros, aprovechado por numerosas especies que suelen encontrarse en ambos tipos de sustratos. El estudio del sistema de fijación de un individuo implantado en este fondo permitirá discernir si el pie desarrolla algún tipo de selección en la forma, tipo y tamaño de las piezas del sustrato al cual pega las placas de adhesión, o si por el contrario, los filamentos son pegados indiscriminadamente a cualquier pieza que se encuentre enterrada en el sedimento.

2.7 Métodos para el estudio *in situ* de la actividad de las valvas.

El estudio de la actividad de las valvas en moluscos bivalvos permite profundizar en el conocimiento de algunos aspectos de su fisiología, puesto que puede estar directamente relacionada con la tasa de filtración, la alimentación, el metabolismo o la propia salud del individuo (Soniati y Taylor, 1988; Borcharding, 1992; Englund y Heino, 1994b; Markich, et al., 2000; El-Shenawy, 2004). De hecho, la alteración en los ritmos de actividad valvar se utiliza para estimar el estrés inducido en los individuos por la presencia de contaminantes en el agua durante los experimentos de biomonitorización, ya que numerosos bivalvos responden rápida y claramente a los cambios físicos y químicos del medio (Kees et al., 1989).

Se han realizado muy pocos estudios sobre la fisiología de *Pinna nobilis*, entre otras razones porque la infraestructura necesaria para desarrollar este tipo de trabajos en el laboratorio es más aparatosa que para otros bivalvos. Además resulta difícil conseguir tamaños muestrales aceptables a causa de las grandes dimensiones de los ejemplares, la escasez de individuos y la baja densidad en su medio natural (Riva, 2003).

El interés de conocer la actividad de las valvas de los ejemplares de *Pinna nobilis* radica por lo tanto en la posibilidad de profundizar en el conocimiento de algunos aspectos de su fisiología, como la respiración y alimentación *in situ*, así como de obtener información fundamental sobre su comportamiento en condiciones naturales.

Diversos autores han señalado que cada vez que se observa un ejemplar de *Pinna nobilis* en su medio natural, este suele encontrarse con las valvas entreabiertas por su porción posterior, lo que ha hecho suponer que los individuos de esta especie pasan la mayor parte del tiempo con las valvas en esta posición filtrando agua con las branquias (Vicente, 1990; Zavodnik et al., 1991; Butler et al., 1993; Templado 2002). Sólo cuando se le ensombrece con la mano, o por la proximidad de un buzo que pasa por encima, el ejemplar responde juntando las valvas, lo que se ha interpretado como una cierta respuesta fotosensible (Zavodnik et al., 1991). Sin embargo, Czihak y Dierl (1961) demostraron que el manto posee sensibilidad química, mecánica y óptica, por lo que la respuesta de *P. nobilis*, cerrando las valvas por la cercanía de un observador, también puede ser consecuencia de la alteración del movimiento del agua en las proximidades o una respuesta quimiosensible del animal. Aparte de estas dos observaciones puntuales sobre el comportamiento de los individuos de esta especie, se desconoce si los ejemplares pasan realmente la mayoría del tiempo con las valvas entreabiertas, filtrando

continuamente, o si por el contrario poseen una gran actividad a lo largo del día, filtrando a intervalos, abriendo y cerrando las valvas en respuesta a cambios de los factores físico-químicos del medio, o a la presencia de potenciales depredadores, o con periodos de rápidas aducciones de las valvas que pudieran ser utilizados para oxigenar la cavidad paleal, eliminar pseudoheces, liberar los gametos o incluso para ayudar en el proceso de enterramiento de la porción anterior, etc. Igualmente, se desconoce si posee algún tipo de ciclo circadiano en la actividad de sus valvas ya que, como destacan Englund y Heino (1994a), numerosos moluscos bivalvos poseen movimientos rítmicos, aunque la mayoría de los experimentos sobre la actividad valvar de los bivalvos se han realizado en laboratorio, por lo que no se puede descartar que a veces la periodicidad de los movimientos valvares pueda estar causada por las condiciones del experimento. De hecho, en muy pocos casos se han adaptado los dispositivos diseñados para el estudio de la actividad valvar para su utilización *in situ* y cuando se ha hecho, ha sido generalmente para su utilización en especies de aguas continentales.

Los diversos métodos utilizados para la monitorización del movimiento de las valvas de los moluscos bivalvos han evolucionado progresivamente desde los primitivos sistemas mecánicos, basados en registros en la superficie de un cristal ahumado, pasando por la utilización de transductores de desplazamiento lineal variable (LVTD) (Soniati y Taylor, 1988), los métodos digitales basados en sistemas de inducción magnética de alta frecuencia (EMIS) (Kees et al., 1989) y aquellos basados en la utilización de corriente alterna (c.a.) para averiguar el estado de dos conductores pegados a la concha de los bivalvos (Englund et al., 1994) o mediante sensores de proximidad (Allen et al., 1996).

El método de c.a. fue diseñado para su aplicación en el campo, aunque hasta el momento su utilización se ha limitado a aguas dulces (Englund et al., 1994; Englund y Heino, 1994a; 1994b). Este método permite el registro de tres posiciones de las valvas, cerradas, semiabiertas y abiertas, por lo que además simplifica el volumen de datos recogido respecto a la inducción magnética y permite la monitorización de un gran número de individuos. Aunque Englund et al. (1994) sugirieron que este sistema podía ser adaptado para su utilización en agua marina, la aplicación de métodos similares en el medio marino mediante la instalación de estaciones de monitorización en tierra supone, sobre todo en el caso de *Pinna nobilis*, un gran número de dificultades que comprometen la utilización de esta metodología. Por otra parte, la instalación de un sistema autónomo de estas características requeriría de una considerable infraestructura, con el apoyo de boyas en superficie donde instalar las baterías para el mantenimiento de la corriente del sistema y de los sensores. Además, la corriente de los sensores podría afectar potencialmente a los animales como sugieren Englund et al. (1994), sin olvidar los efectos corrosivos y electrolíticos del agua de mar sobre metales con cierta tensión eléctrica. Por último, para la monitorización de *P. nobilis* es necesaria la utilización de sensores calibrados que no puedan verse afectados por el oleaje, el rozamiento de las hojas de *Posidonia oceanica* circundantes o por la acción mecánica producida por la actividad de otros animales en los alrededores, como por ejemplo contingentes

de crustáceos, abundantes y muy activos durante la noche en la hojas de las praderas de *P. oceanica* (Silvestre, 2000).

Como consecuencia de lo anteriormente expuesto, se consideró de gran interés desarrollar un nuevo sistema de monitorización autónomo, que permitiera registrar los parámetros de posición de las valvas durante un periodo suficientemente largo y que redujera la infraestructura necesaria para la realización de los experimentos en el mar. Para ello se ha desarrollado, en colaboración con la empresa MASS Electrónica, un sistema independiente que puede ser instalado de forma relativamente sencilla, en comparación con el resto de sistemas empleados hasta el momento en este tipo de estudios.

El dispositivo diseñado permite obtener una autonomía cercana a los tres meses, lo que supera con creces las necesidades del experimento y se basa en una filosofía de mínimo consumo energético, conseguida gracias al desarrollo de unos sensores basados en los relés reed activados magnéticamente, por lo que no necesitan energía para su mantenimiento, y en el estado de latencia del sistema de registro excepto en los momentos en los cuales los sensores detectan un movimiento de las valvas. Además, la memoria EEPROM utilizada permite que los datos registrados *in situ* no se pierdan aunque se produzca una caída de tensión por consumo de las baterías.

El procesador ha sido diseñado de forma que el registro de los datos se realiza mediante tres pasos. Cuando los sensores se mueven y activan el circuito, la placa de control de disparo y captura de datos filtra la señal eléctrica y la convierte en una posición de uno de los sensores – futura posición de las valvas -. A esta información le añade automáticamente el dato de fecha (día, hora, minuto y segundo) en que se produjo el movimiento, obteniendo la información de la placa del reloj inyector de tiempos. Por último, la información de posición del sensor junto con la fecha y hora del evento son registrados en la tercera placa de memorias y direcciones. Esta tercera placa es la que contiene las memorias EEPROM y es la que será leída posteriormente en el laboratorio durante el proceso de vaciado de datos en un archivo de texto mediante un hiperterminal (Figura 36). La tensión de la señal es de 5 mA/h, pero el consumo se realiza sólo cuando existe un movimiento de las valvas y un cierre magnético del circuito de los sensores.

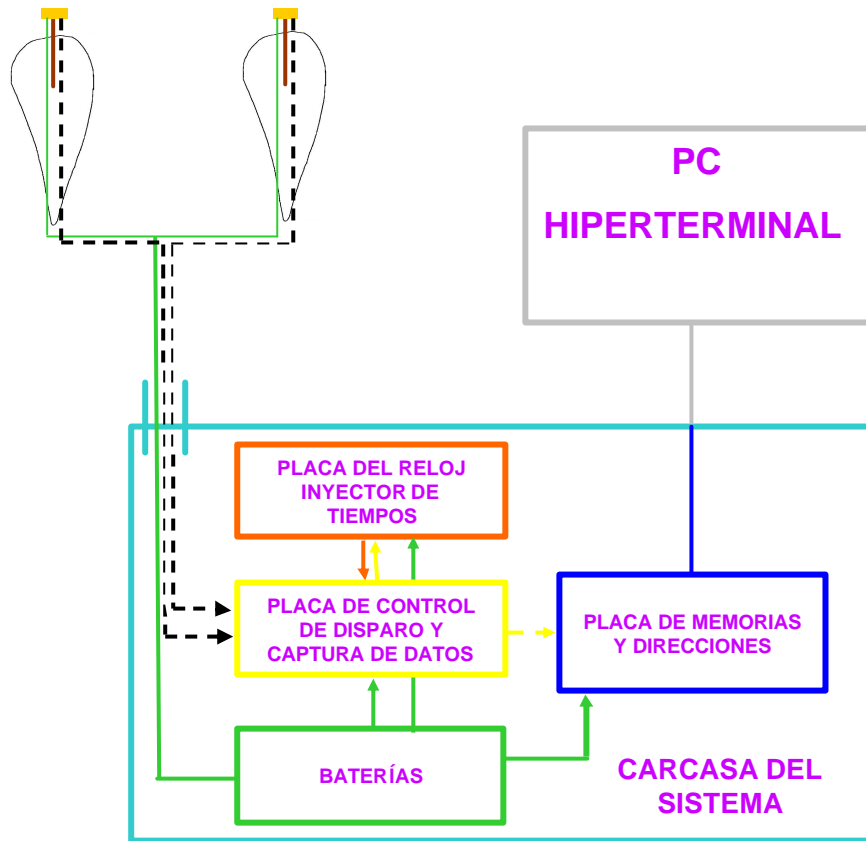


Figura 36. Esquema del sistema de monitorización *in situ* del movimiento de las valvas de *Pinna nobilis*.

El diseño del sensor se basa en la utilización de relés reed que son activados por un pequeño imán de alta potencia que cierra el circuito permitiendo el paso de energía por el relé activado. El sistema detecta el cambio de estado y registra este evento mediante el proceso explicado anteriormente. Las primeras experiencias se realizaron mediante un sensor preliminar que consistía en una cápsula con dos relés y un imán. Posteriormente, una vez comprobado el funcionamiento del sensor, se diseñó una nueva cápsula con 4 relés equidistantes entre sí, hecho que aumenta la precisión de la medida. De esta forma se consiguen un total de 8 posiciones discretas. El conjunto del sensor ha sido diseñado para poder realizar una instalación estándar en todos los ejemplares. La caja que contiene a los relés y al imán sólo permite su movimiento unidireccional de vaivén, según el movimiento de apertura o cierre de las valvas. El imán, sujeto entre dos varillas de acero inoxidable, acciona los relés cuando pasa por encima de ellos (Figura 37).

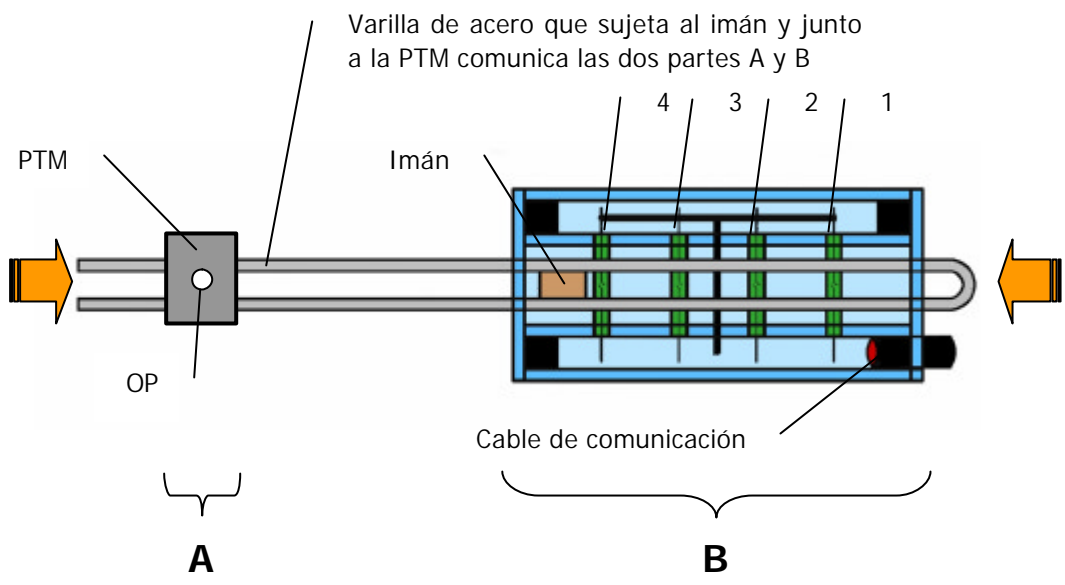


Figura 37. Estructura interna de un sensor. Posición completamente abierta. A, conjunto de piezas unido a una de las valvas. B, conjunto de piezas unido a la otra valva. OP, orificio de paso de la varilla de acero inoxidable. PTM, Pieza Transmisora de Movimiento. 1, 2, 3 y 4 relés reed. Las flechas naranjas indican la dirección del movimiento.

Las posiciones durante un movimiento de abertura o cierre permiten saber si el ejemplar mantiene las valvas abiertas, cerradas o en posiciones intermedias y la intensidad de cambio de movimientos a lo largo del periodo de registro. Dos relés pueden permanecer activados al mismo tiempo, ofreciendo información de una nueva posición de las valvas. Para conocer la correspondencia en milímetros de cada activación de los relés, se midieron en el laboratorio las posiciones correspondientes y se realizó una tabla de posiciones, que van desde el sensor completamente cerrado hasta una abertura de 35 mm, muy superior al máximo observado en cualquier ejemplar de *Pinna nobilis* (Tabla 15).

Tabla 15. Correspondencia entre la activación de los relés y las posiciones del sensor en mm.

Estado de contacto de los switches					Desplazamiento en mm.
	Relé 1	Relé 2	Relé 3	Relé 4	
Posición 0	X	-	-	-	de 0 a 3.5
Posición 1	X	X	-	-	de 3.5 a 4.6
Posición 2	-	X	-	-	de 4.6 a 8.3
Posición 3	-	X	X	-	de 8.3 a 10.8
Posición 4	-	-	X	-	de 10.8 a 12.4
Posición 5	-	-	X	X	de 12.4 a 15.8
Posición 6	-	-	-	X	de 15.8 a 22.4
Posición 7	-	-	-	-	de 22.4 a 35

Los ejes que soportan las piezas del sensor son instalados sobre las valvas también de forma estandarizada, sobre unos soportes pegados previamente en la concha. A su vez, para la instalación de estos soportes fue necesario diseñar una herramienta fija con forma de U, que permitiera mantener los soportes en posición paralela entre sí, necesaria para la correcta instalación del sensor, ya que la concha de *P. nobilis* tiene forma convexa en su cara externa. El espacio entre la concha y el soporte es rellenado mediante cemento Nural 24 (Pattex®). El proceso de pegado de los soportes se realiza mientras el animal mantiene las valvas cerradas, de forma que la herramienta, al ser fija, no permite que se abran durante el tiempo de secado. Durante este periodo, la relajación de los músculos aductores posteriores tiende a ejercer una ligera presión entre la herramienta, el soporte y el pegamento, contribuyendo a una mejor fijación sobre la concha. La caja que contiene los relés permanece fija sobre el eje que es atornillado sobre uno de los soportes. Una varilla de acero inoxidable se instala sobre el soporte de la otra valva, que queda en posición paralela a la concha. La transmisión del movimiento de ambas valvas al imán que pasa sobre los relés se realiza gracias a un tercer elemento, la pieza transmisora de movimiento (PTM), que conecta las varillas de la caja de relés que permanecen en posición perpendicular a la concha, con la varilla de acero inoxidable de la otra valva. Una vez el sensor ha sido llevado a la posición de 0 mm de abertura, con el ejemplar cerrado, la PTM se fija mediante dos tornillos (Figuras 38-40).

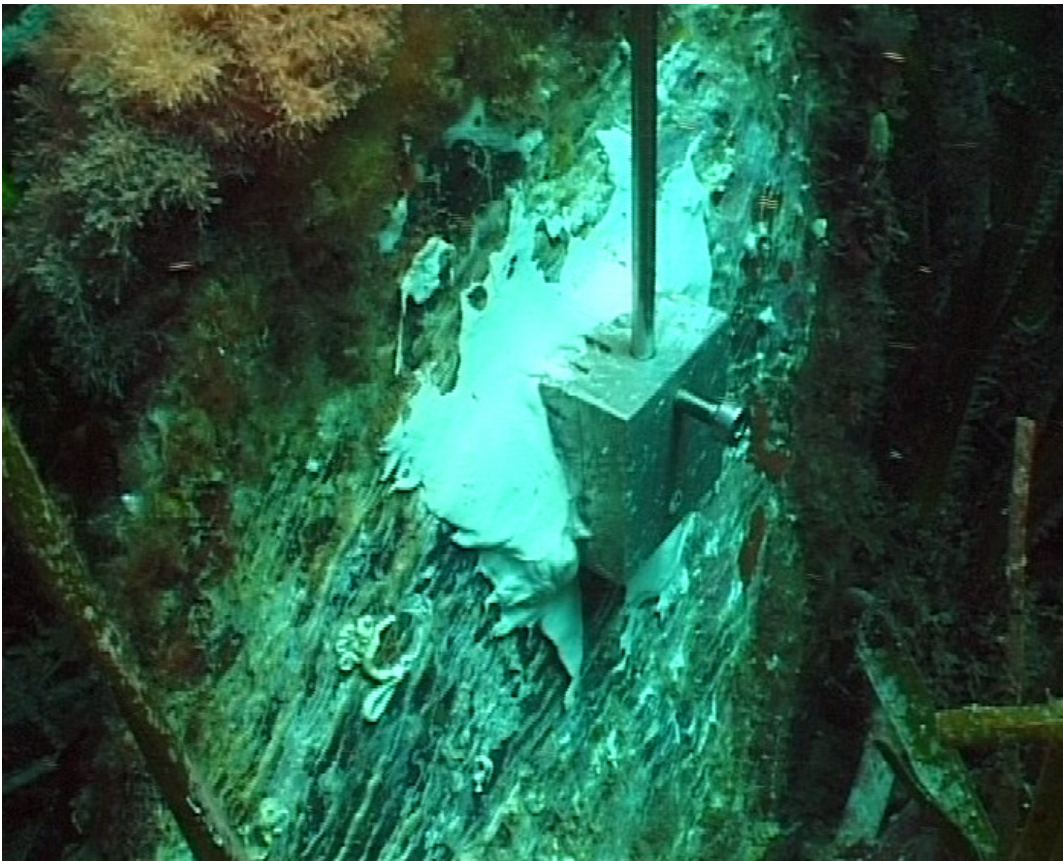


Figura 38. Soporte pegado sobre la concha mediante el cemento Nural 24 (Pattex®).

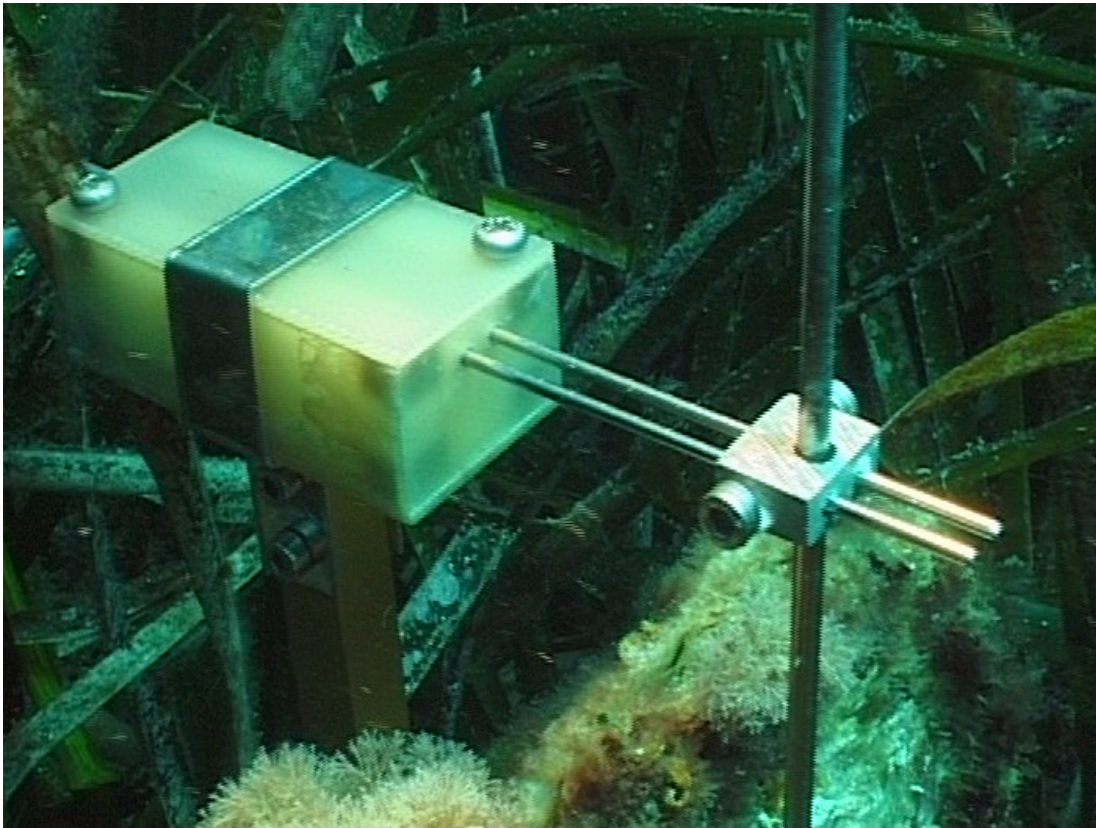


Figura 39. Cápsula que contiene los relés, y pieza de transmisión del movimiento (PTM).

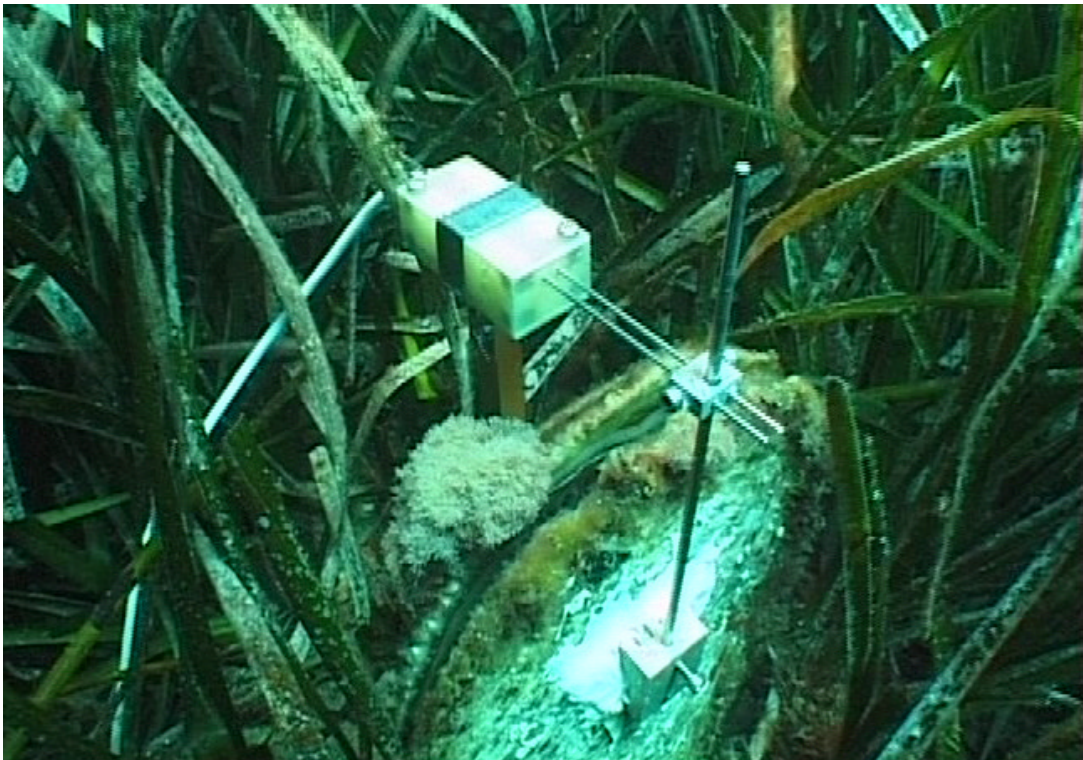


Figura 40. Visión general del sensor ya instalado con el animal filtrando con las valvas abiertas.

Para realizar la instalación en el campo, la parte electrónica del sistema se introduce dentro de una carcasa estanca, de la cual salen los cables que transportan la información de los sensores (Figuras 41 y 42). La carcasa se fija al fondo a una cierta distancia de los ejemplares a monitorizar, mediante piquetas de acero inoxidable de 50 cm de longitud. Los cables, a su vez, también se fijan al fondo mediante piquetas de camping hasta la base de los ejemplares que van a ser monitorizados. Una vez se han instalado los sensores, se han llevado a la posición de 0 mm y se ha fijado la PTM, se procede al encendido del sistema mediante un conmutador rotativo en la carcasa estanca.

Tras la finalización del experimento en el campo, se procede al apagado del sistema y a su extracción, para el vaciado de la memoria. Los datos codificados en formato ASCII son traducidos posteriormente en posiciones de las valvas y en fechas en las que ha ocurrido cada evento.

La experiencia se ha realizado siempre sobre dos ejemplares al mismo tiempo, con la intención de obtener dos réplicas cada vez. La cámara puede contener un segundo sistema y, por lo tanto, está preparada para trabajar con cuatro réplicas simultáneamente. Asimismo, la miniaturización del sistema electrónico permitiría multiplicar el rendimiento en réplicas de cada experimento. La instalación se realizó sobre un total de 14 individuos, aunque en cuatro casos no se obtuvo registro, dos de ellos por entrada de agua en los sensores, otro por entrada de agua en el sistema y el último porque el sensor se despegó la primera noche después de la instalación. Otras seis experiencias más no pudieron iniciarse puesto que fueron infructuosas antes de la instalación del propio sistema, a causa de que el cemento que pegaba los soportes a las valvas no fraguó adecuadamente. Todos los individuos estudiados se encuentran en la zona de la población 1, a 13 m de profundidad.

El tratamiento de los datos se ha realizado utilizando una modificación del valor de la Abertura Ponderada de las Valvas (APV) propuesta por Englund y Heino (1994a), que hace referencia al porcentaje de abertura de las valvas en cada hora, dependiendo del tiempo que permanece en cada posición. La fórmula utilizada para el cálculo de los porcentajes es la siguiente:

$$APV_h = 100 * (T_0 * A_0 / A_{max} + T_1 * A_1 / A_{max} + \dots + T_i * A_i / A_{max}) / T_{total}$$

Donde

APV_h = abertura ponderada de las valvas en cada hora

T_0 = Tiempo en la posición 0 en segundos

T_1 = Tiempo en la posición 1 en segundos

T_i = Tiempo en la i-ésima posición en segundos

T_{total} = Tiempo total (3600 segundos)

A_0 = Valor de la abertura en la posición 0 en milímetros

A_1 = Valor de la abertura en la posición 1 en milímetros

A_i = Valor de la abertura en la i-ésima posición en milímetros

A_{max} = Valor de la abertura máxima en milímetros

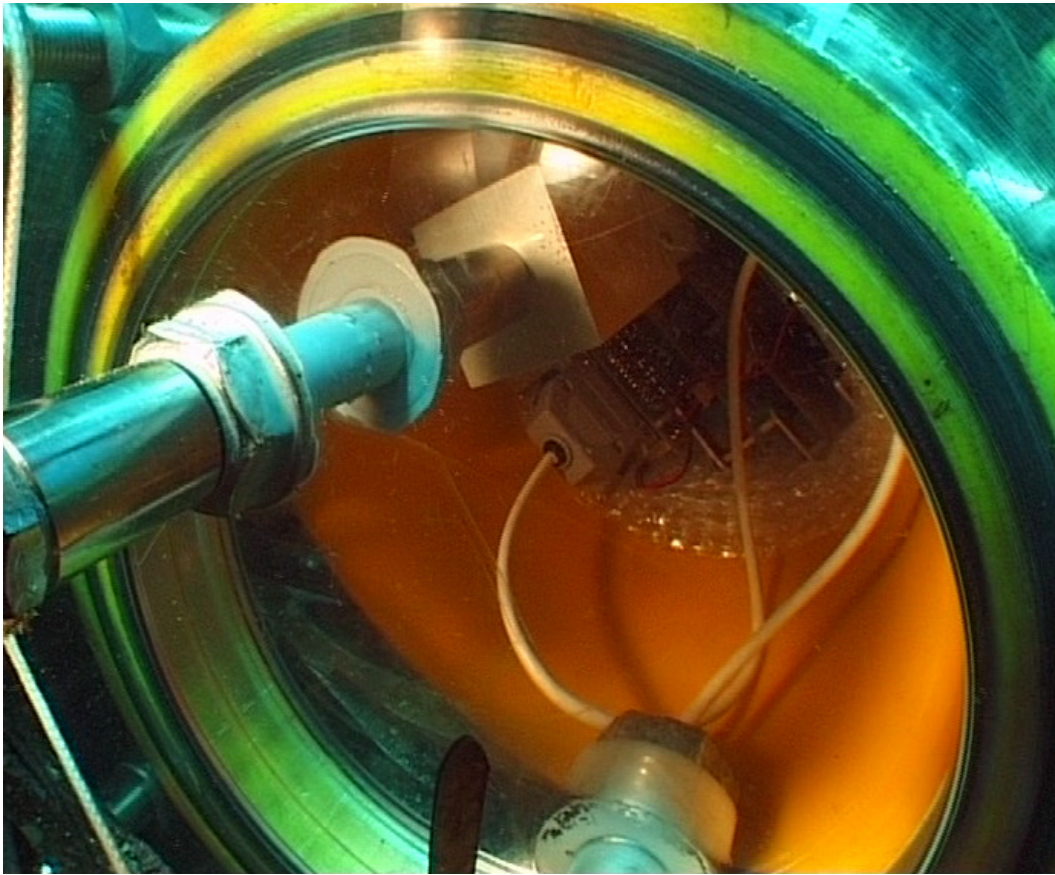


Figura 41. Sistema dentro de la carcasa estanca.

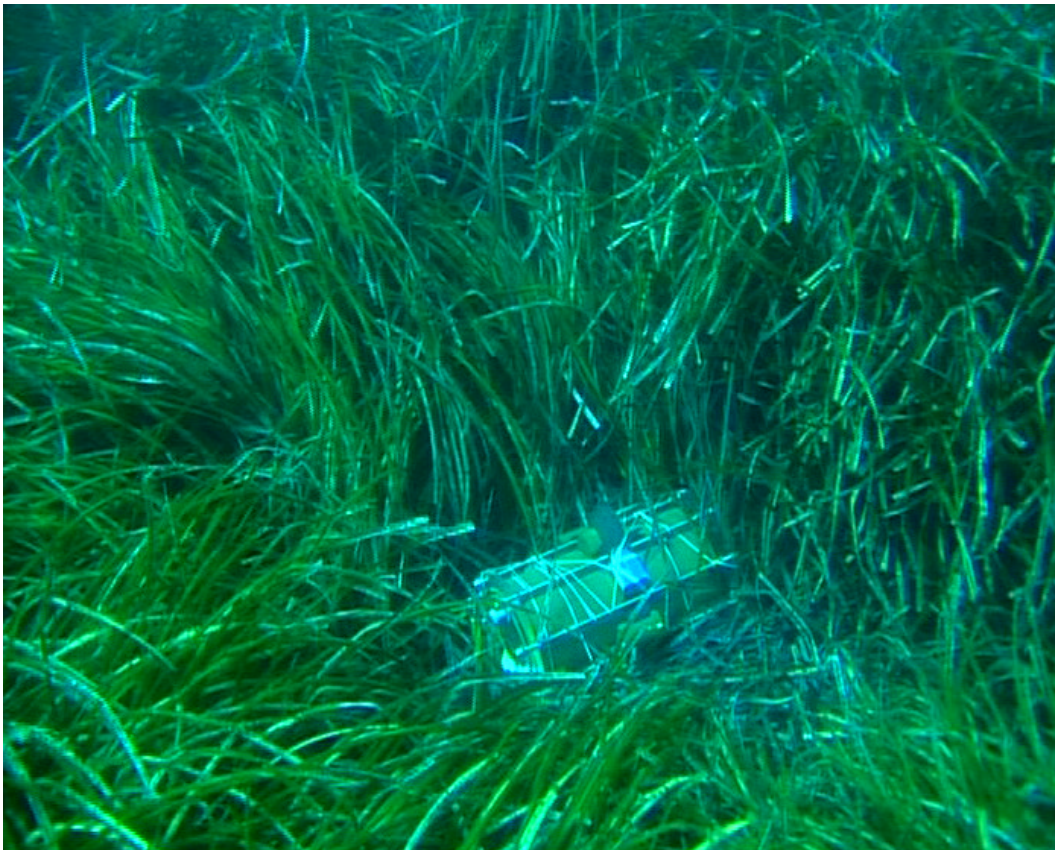


Figura 42. Carcasa oculta entre las hojas de *Posidonia*.

La presentación de los datos se ha realizado mediante gráficas de distribución a las que se les ha añadido la información de las posiciones del Sol y la Luna, incluyendo el tránsito solar y lunar y el porcentaje de amplitud de iluminación de la Luna para la localidad de Moraira en el periodo que duró cada experiencia. Los datos de posiciones de los astros en horario universal han sido corregidas para la zona horaria local. La información se ha obtenido mediante los servicios del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos.

Se entiende por tránsito de un cuerpo celeste el instante en el cual su centro cruza en el cielo una línea imaginaria en dirección N-S, llamada el meridiano del observador. En latitudes medias a bajas, el tránsito es aproximadamente el punto medio entre la salida y la puesta del astro, y representa el momento de cada día en el que se encuentra más alto.

Además, se han utilizado los datos de altura significativa, periodo de pico y dirección del oleaje de los puntos del modelo WANA de Puertos del Estado (estación WANA 2049029, en las proximidades del Peñón de Ifach) (Figura 43) y los datos de estado del mar reales, cuando estos pudieron ser registrados directamente por un observador, para comprobar la posible existencia de relaciones entre la magnitud y dirección del oleaje y la actividad de las valvas. Los datos WANA son el resultado de la aplicación de modelos de generación de oleaje a los datos de la red de boyas oceanográficas de Puertos del Estado.

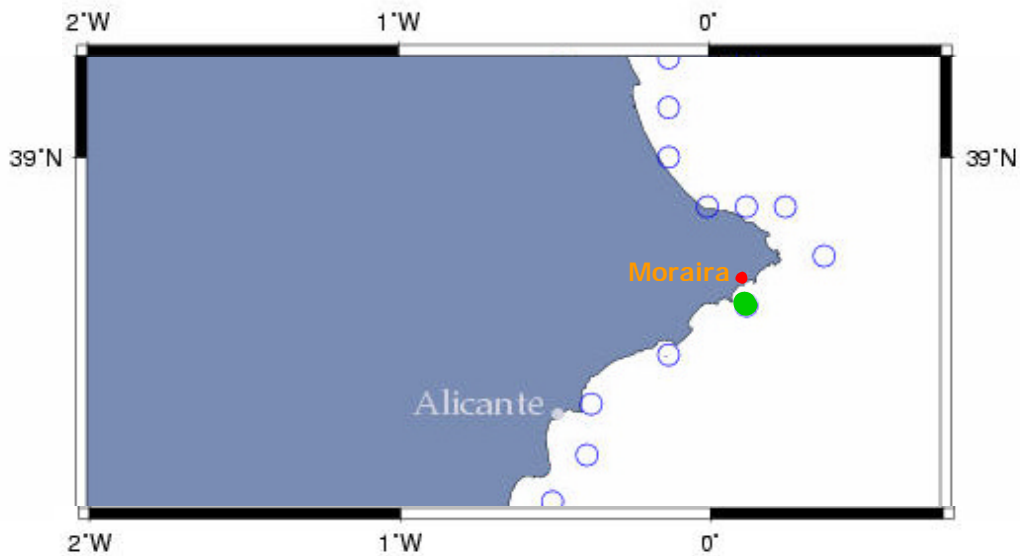


Figura 43 Distribución de puntos WANA alrededor del Cabo de San Antonio. El círculo verde marca la localización del punto utilizado para obtener los datos de oleaje más próximos.

2.8 Morfometría dinámica de la concha y determinación de la edad de los ejemplares de *Pinna nobilis*.

2.8.1 Métodos para el estudio de la morfología de las valvas.

Se han realizado observaciones de 178 valvas de ejemplares muertos recogidas durante los 6 años en los que se ha desarrollado el presente trabajo. Las valvas han sido catalogadas por localidades y profundidad en intervalos de 5 m, por grupos de tamaño (juveniles y adultos) y por formas (alargadas, anchas, torcidas y deformes). El análisis se ha basado inicialmente en el estudio de las marcas del m.a.p., ya que teóricamente éstas constituyen un registro de toda la ontogenia del animal, aunque también se han realizado observaciones de la erosión de las valvas, de las estructuras de la concha, como bordes dorsal y ventral, ligamentos y miostraco, así como de cualquier prueba de reconstrucción de la misma y malformaciones que pudieran indicar el mecanismo de los posibles procesos de reconstrucción.

Por lo que respecta al estudio microestructural, se han examinado secciones en lámina delgada y cortes radiales al nivel de las marcas del m.a.p., cortes transversales del ligamento y bordes de rotura de los extremos dorsal y ventral de la concha de distintos individuos. Para su estudio se ha utilizado la lupa binocular y el Microscopio Ambiental de Barrido (MEAB) ESEM Philips XL 30.

Para el análisis del registro interno del m.a.p. se ha seleccionado un grupo de nueve individuos, elegidos por las características de su registro externo, en los que además, se pueden observar las marcas del m.a.p. sin deformaciones ni recubrimiento de epibiontes, por haber estado demasiado tiempo en el fondo tras la muerte del ejemplar. Las muestras de los individuos han sido parcialmente incluidos en resina de poliéster ESTRATIL AL-100 y han sido cortados longitudinalmente mediante una sierra con disco de diamante DIAMAND BOARD SMG TS 350 S.

El criterio por el que ha sido seleccionado cada uno de estos nueve ejemplares se detalla en la Tabla 18, mientras que en la Tabla 19 se pueden observar los tamaños y el número de marcas del m.a.p. de los nueve individuos. En las Figuras 44 y 45 se puede observar la cara interna de cada uno de estos ejemplares así como el individuo 11M con la porción anterior incluida en resina.

Tabla 18. Descripción de los criterios utilizados para la selección de cada uno de los nueve individuos empleados en el estudio del registro interno de las marcas del m.a.p.

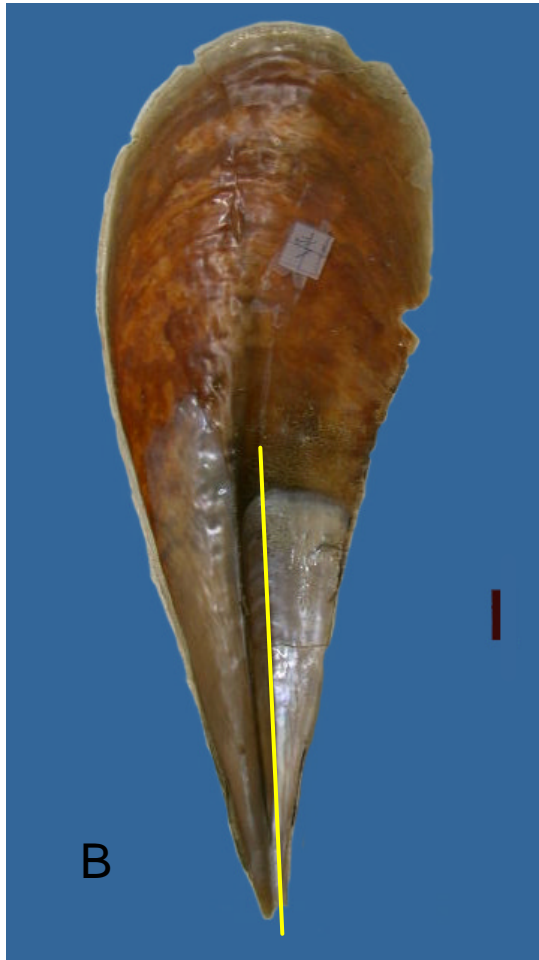
Ejemplar 1M	Ejemplar adulto alargado. Según las hipótesis establecidas en el apartado 3.6.1, se trataría de uno de los individuos menos erosionados de los utilizados para el estudio de las posiciones del m.a.p. y tendría ligero recubrimiento de las marcas.
Ejemplar 11M	Ejemplar adulto curvado. Según las hipótesis propuestas en el apartado 3.6.1, se trataría de uno de los ejemplares más erosionados del grupo utilizado para el estudio de las marcas del m.a.p. y tendría un apreciable recubrimiento de las marcas.
Ejemplar 231	Ejemplar adulto localizado dentro del Mapa 1 desde 1997. Recogido muerto en 2003, por lo que deben haberse registrado 6 marcas internas y externas desde que fue localizado por primera vez en julio de 1997. Utilizado para tratar de comprobar si la deposición de marcas del m.a.p se realiza anualmente.
Ejemplar BLT39M	Fragmento de un ejemplar que ha sufrido una agresión anterior y ha reconstruido la zona durante la migración posterior. El estudio de este fragmento puede ser muy útil para comprender el mecanismo de neoformación de las valvas. Si las hipótesis son ciertas, este ejemplar debería haber migrado a una velocidad mayor de lo habitual y durante el proceso de regeneración debería haber depositado una mayor cantidad de nácar que taparía las marcas del m.a.p.
Ejemplar 20M	Ejemplar de edad media, con marcas claras y poco recubrimiento de marcas, en el que deben visualizarse externamente la mayoría de las marcas del m.a.p. Erosión poco importante.
Ejemplar 21 M	Ejemplar joven con poco recubrimiento, en el que se deben poder observar las marcas típicas de un juvenil.
Ejemplares 22M y 23M	Fragmentos de dos ejemplares jóvenes donde se observan bien las marcas del m.a.p.
Ejemplar 24M	Ejemplar más joven en el cual se han encontrado marcas del m.a.p. visibles externamente. Al igual que con los ejemplares anteriores, la observación de sus registros internos servirá para distinguir las posibles diferencias entre las marcas de un juvenil y un adulto.

Tabla 19. Tamaños totales y número de marcas del m.a.p. de las nueve valvas seleccionadas para el estudio del registro interno del m.a.p. Htr, tamaño total real.

Identificación	Htr	Número marcas curvas del m.a.p.
BLT39M	Fragmento anterior	22
1M	58,2	18
11M	45,5	14
231 MG	59,7	13
20M	41,8	10*
23M	Fragmento anterior	5
21M	37,9	4**
22M	Fragmento anterior	4
24M	33	3

* Las 4 marcas más nuevas son confusas

** Solo la 4ª marca es claramente visible





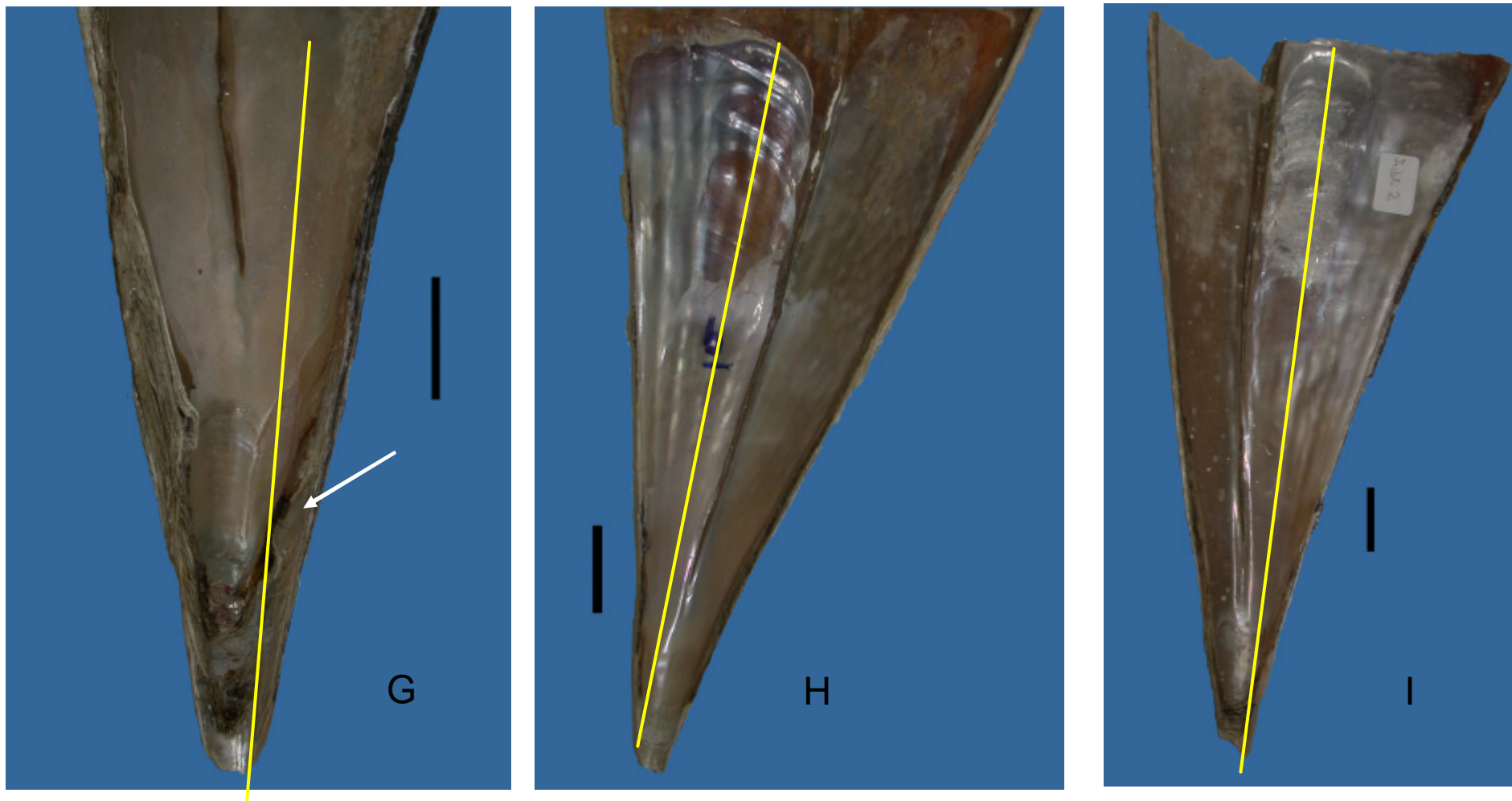


Figura 44. Foto de los distintos ejemplares cortados para el estudio de los registros internos al nivel del m.a.p. A, 231 MG. B, 20M. C, 24M. D, 1M., E, 11M. F, 21M. G, BLT39M, H, 22M. I, 23M. La flecha blanca de G señala el ápice regenerado. Las líneas amarillas señalan la línea por donde ha sido cortado cada ejemplar. Escala 2 cm.

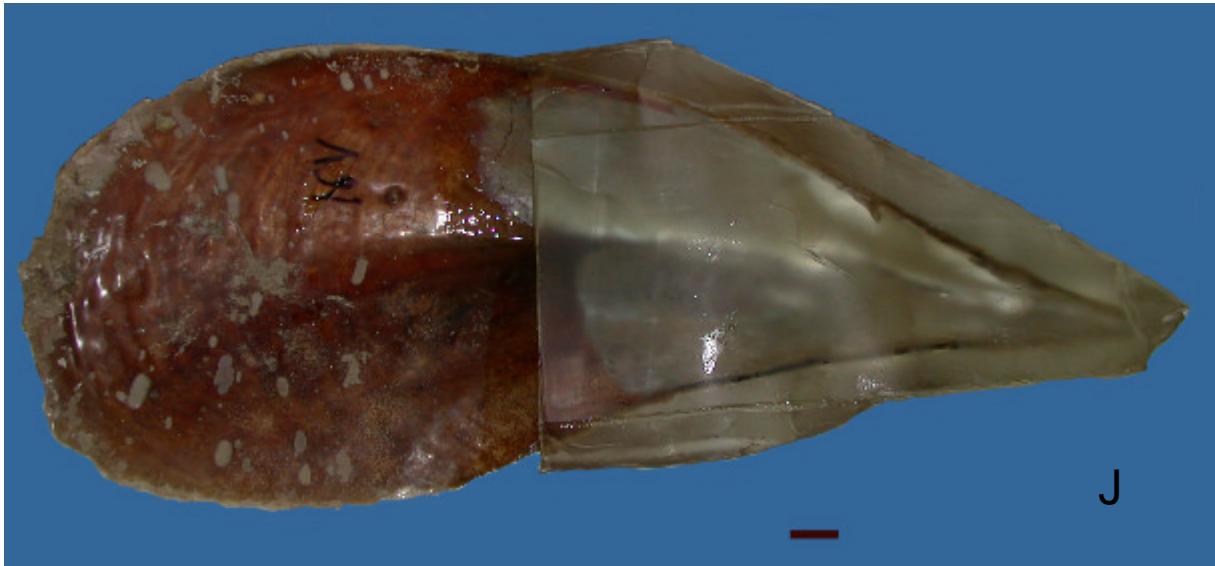


Figura 45. Valva derecha del Ejemplar 11M incluida en resina.

En el estudio del registro interno de las valvas en los cortes radiales a nivel del m.a.p., se han considerado como marcas cubiertas por nácar todas aquellas que poseen el miostraco embebido entre dos capas de nácar y, por lo tanto, ha sido cubierto por nácar de segunda generación (nácar 2) (Figura 46).

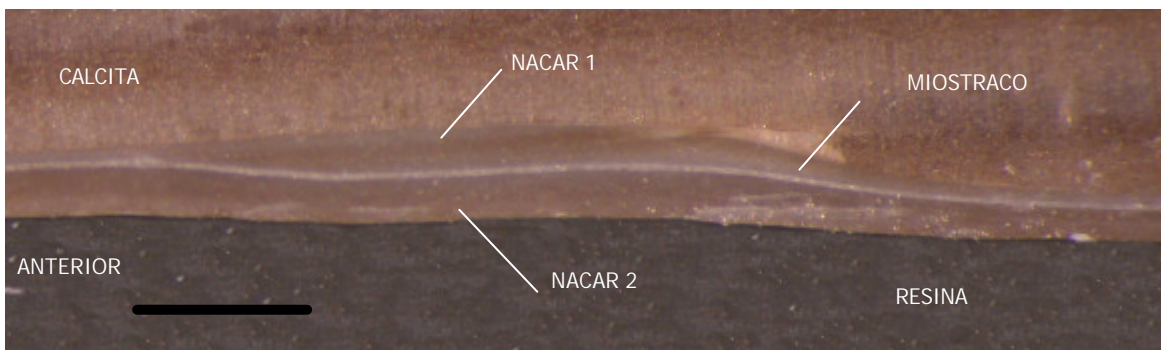


Figura 46. Ejemplo de miostraco embebido entre nácar de 1ª y 2ª generación (nácar 1 y 2 respectivamente). Iluminación episcópica. Escala 1 mm.

CAPÍTULO 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Métodos biométricos a partir de las valvas.

3.1.1 Estimaciones del tamaño total de la concha.

La comparación entre los tamaños reales y las estimaciones realizadas mediante la ecuación de De Gaulejac y Vicente (1990) muestra importantes diferencias entre ambos. En la Tabla 20 se reproducen los valores de las dos últimas columnas de la Tabla 5, donde se pueden observar como las diferencias son importantes, sobre todo en los ejemplares adultos, y las estimaciones no proporcionan valores mayores de 48 cm, indicando una pérdida de la linealidad en la relación entre el tamaño total real (Htr) y A con el crecimiento.

Tabla 20. Valores de tamaño total real (Htr) y tamaños totales calculados con la ecuación de De Gaulejac y Vicente (1990) de 20 ejemplares muertos recogidos en la ensenada de Moraira.

HTR	45	61	44	52	56	22	61	46	20	47	50	48	39	51	55	57	54	47	49	50
HT G/V	38	44	34	39	44	22	44	34	22	44	44	42	30	46	43	47	45	41	37	48

Los valores del análisis estadístico muestran como las medias son considerablemente distintas entre sí, con un p-valor entre 0,001 y 0,01.

Teniendo en cuenta las necesidades de precisión en las estimaciones de los tamaños totales para el estudio de las características demográficas de *P. nobilis*, la ecuación de De Gaulejac y Vicente (1990) ha sido desestimada para calcular esta dimensión de la concha en los individuos de la población de Moraira.

3.1.1.1 Desarrollo de una nueva ecuación para el cálculo de tamaños totales de *Pinna nobilis*.

Los datos obtenidos a partir del estudio de la anchura mínima y la altura dentro del sustrato correspondiente de las valvas utilizadas para el cálculo de la nueva ecuación pueden observarse en la Tabla 21.

Tabla 21.- Datos mediante los cuales se realizó el cálculo de la ecuación $h = 1,79a + 0,5 \pm 0,2$.
Medidas en centímetros.

h	lc						
6	3,3	12	6,4	18	9,5	24	12,9
6	3,1	12	6,5	18	9,3	24	13,1
6	3,3	12	6,3	18	9,7	24	13,2
6	3,2	12	6,2	18	10,0	25	13,8
6	3,2	12	6,3	18	9,9	25	13,7
6	3,0	12	6,6	19	10,3	25	14,3
6	3,4	12	6,7	19	10,3	25	13,8
6	3,3	13	6,8	19	9,7	25	13,4
7	3,8	13	6,9	19	10,1	25	13,6
7	3,6	13	7,0	19	9,9	25	13,9
7	3,9	13	6,8	19	10,3	25	13,7
7	3,6	13	6,7	19	10,4	26	14,2
7	3,7	13	6,9	19	10,3	26	14,3
7	3,6	13	7,1	20	10,9	26	14,6
7	3,9	13	7,1	20	10,8	26	14,2
7	3,8	14	7,4	20	11,7	26	13,9
8	4,3	14	7,5	20	11,5	26	14,0
8	4,2	14	7,4	20	10,5	26	14,3
8	4,5	14	7,3	20	10,7	27	15,0
8	4,1	14	7,1	20	11,2	27	14,8
8	4,2	14	7,4	20	11,0	27	15,4
8	4,1	14	7,7	21	11,4	27	14,7
8	4,4	14	7,8	21	11,4	27	14,6
8	4,4	15	7,9	21	12,4	27	14,5
9	4,7	15	8,1	21	11,6	27	14,7
9	4,7	15	7,8	21	11,1	28	15,5
9	5,0	15	7,9	21	11,2	28	15,4
9	4,6	15	7,6	21	11,6	28	16,2
9	4,7	15	8,0	21	11,5	28	15,2
9	5,0	15	8,3	22	12,0	28	15,0
9	4,9	15	8,2	22	12,0	28	15,0
10	5,3	16	8,5	22	12,8	28	15,3
10	5,3	16	8,6	22	12,1	29	16,4
10	5,5	16	8,4	22	11,7	29	15,9
10	5,1	16	8,3	22	11,8	29	16,5
10	5,2	16	8,2	22	12,3	29	15,7
10	5,2	16	8,4	22	12,1	29	15,6
10	5,4	16	8,8	23	12,5	29	15,7
10	5,4	16	8,8	23	12,6	29	15,9
11	5,8	17	9,1	23	13,2	30	16,7
11	5,7	17	9,2	23	12,6	30	16,2
11	6,2	17	9,5	23	12,5	30	17,0
11	5,7	17	8,9	23	12,5	30	16,2
11	5,7	17	8,6	23	12,8	30	16,0
11	5,7	17	9,0	23	12,5	30	16,3
11	5,7	17	9,5	24	13,0		
11	5,8	17	9,4	24	13,1		
11	6,0	18	9,7	24	13,7		
11	6,0	18	9,7	24	13,2		
12	6,3	18	9,5	24	12,7		

La nueva relación obtenida a partir de estas medidas es la siguiente:

$$h = 1,79a \pm 0,00 + 0,5 \pm 0,20$$

$$r = 0,99$$

Mediante esta ecuación, el valor de h es obtenido a partir de la anchura a nivel de sustrato a. La longitud total de la concha se obtiene sumando la altura del molusco fuera del sustrato (HFS) a h.

$$H_t = h + HFS$$

Los tamaños totales reales y estimados mediante la nueva ecuación se encuentran en la Tabla 22. En ella se puede observar como los resultados de las estimas se ajustan bien a los valores reales. El análisis estadístico de los datos muestra que no hay evidencia suficiente como para rechazar la hipótesis nula, con un p-valor > 0,2, lo que confirma que la estima de los tamaños totales mediante la nueva ecuación es bastante precisa.

Tabla 22. Tamaños totales reales y estimados mediante la ecuación $h = 1,79a \pm 0,00 + 0,5 \pm 0,2 + HFS$, de los ejemplares usados por De Gaulejac y Vicente (1990) en sus experimentos de transplante de individuos y de las valvas de otros ejemplares muertos recogidos en la ensenada de Moraira (datos en negrilla).

HTR	HTT
13,0	13,4
13,5	17,6
14,0	14,9
14,0	15,7
14,5	15,7
14,5	15,0
14,5	15,4
15,0	13,9
15,5	16,0
15,8	18,5
16,0	17,8
16,0	15,9
16,0	15,8
16,0	15,7
16,0	16,6
16,0	13,9
16,5	15,4
16,5	15,2
17,0	17,7
17,0	17,7
18,0	16,8
18,0	19,5
18,5	17,7
19,7	19,7
21,8	20,7
22,0	21,9
22,0	22,2
23,0	23,0
23,5	23,5
24,0	21,8
24,0	27,2
26,5	25,5
26,5	22,0
27,0	28,7
28,0	27,1

28,5	28,4
28,5	28,2
29,0	27,0
29,5	28,8
30,5	30,7
32,0	31,0
34,0	35,1
35,0	35,8
40,5	40,4
43,5	46,8
45,2	46,4
46,0	46,4
47,7	50,2
46,5	46
50,0	51,3
51,6	53,9
56,4	57,4
60,5	58
60,5	61,2

Aunque en un principio la ecuación fue diseñada únicamente para obtener los tamaños totales de los ejemplares de *P. nobilis* de la población de de Moraira, los buenos resultados obtenidos al estimar los tamaños de los individuos del Mar Menor utilizados para comprobar la precisión del calibre múltiple (García-March, et al., 2002), así como su utilización satisfactoria en Croacia (Siletik y Peharda, 2003), permiten aconsejar la utilización de esta ecuación cuando no sea posible desarrollar una estima propia para la población que vaya a ser estudiada.

3.1.1.2 Regresión potencial para la estima de tamaños a partir de los valores de la anchura máxima.

La ecuación obtenida a partir de la regresión entre la anchura máxima y el tamaño total de los individuos muertos hallados en los distintos muestreos puede ser una buena herramienta en combinación con la ecuación anterior, gracias a su alto factor de correlación y a la mayor exactitud con la que se puede realizar la medida de la anchura máxima, siempre y cuando se tengan en cuenta las limitaciones de esta dimensión de la concha, descritas anteriormente en el apartado de Materiales y métodos.

La regresión potencial es la siguiente:

$$Ht=1,29A^{1,24}; r=0,98$$

Esta ecuación ha sido utilizada para comprobar errores de medida, como por ejemplo cuando alguno de los tamaños totales calculados con la ecuación de García-March y Ferrer (1995), a partir de las medidas de *a* y HFS, resultaba ambiguo y cuando no fue posible realizar todas las medidas de la porción no enterrada de la concha, hecho que ocurre algunas veces con los ejemplares más jóvenes.

3.1.2 Biometría *in situ* de los ejemplares vivos.

3.1.2.1 Estudio de la precisión del calibre múltiple.

La Tabla 23 muestra los resultados de los tamaños totales estimados mediante el calibre forestal y el calibre múltiple a partir de las medidas de la concha de los 19 ejemplares extraídos en la laguna del Mar Menor para un estudio de contaminación química de sus aguas.

Tabla 23. Medidas de los 19 individuos extraídos para un estudio de polución del Mar Menor. HFS, altura fuera del sustrato. Ht, longitud total estimada con la ecuación $Ht = h + HFS$ (donde $h = 1,79a + 0,5$). (N), medidas obtenidas con el calibre múltiple. Htr, longitudes reales. Media del calibre = $33,4 \pm 5,14$. Media estimada con el calibre múltiple = $32,8 \pm 4,85$.

Número	a	HFS	Htr	Ht	Ht(N)	Ht - Htr	Ht(N) - Htr
1	8	21	37	36	-	-1,1	-
1(N)	8,7	20	37	-	36,4	-	-0,7
2	8,2	26	38	41	-	2,7	-
2(N)	8,5	23	38	-	38,2	-	-0,1
3	7	23	32	36	-	3,4	-
3(N)	6,1	21	32	-	32	-	-0,2
4	9,2	21	37	38	-	1,1	-
4(N)	9,2	21	37	-	37,7	-	0,5
5	7,3	18	29	32	-	3	-
5(N)	7,6	18	29	-	32,1	-	3,1
6	9	18	34	35	-	0,8	-
6(N)	8,3	20	34	-	35,4	-	1,6
7	8,7	21	34	37	-	3	-
7(N)	8,2	21	34	-	36,4	-	2,3
8	8	21	35	36	-	1,7	-
8(N)	7,8	21	35	-	35,5	-	1
9	5,2	10	19	20	-	1,6	-
9(N)	4,9	11	19	-	19,8	-	1,2
10	13	13	34	37	-	2,9	-
10(N)	13	12	34	-	34,9	-	1
11	9,4	18	37	35	-	-2	-
11(N)	9,5	18	37	-	35,1	-	-1,7
12	9,6	12	31	30	-	-0,9	-
12(N)	11	12	31	-	30,8	-	0,3
13	9,3	15	30	32	-	1,9	-
13(N)	9,2	14	30	-	31	-	0,8
14	6,5	14	27	27	-	-0,6	-
14(N)	6,4	15	27	-	27,1	-	0
15	8,3	13	24	28	-	4,6	-
15(N)	7,5	11	24	-	24,8	-	1
16	7	22	36	35	-	-0,8	-
16(N)	7,3	22	36	-	35,1	-	-0,7
17	7,7	16	32	31	-	-0,8	-
17(N)	7,2	18	32	-	30,9	-	-0,6
18	11	21	39	41	-	2,1	-

18(N)	10	21	39	-	38,9	-	0,2
19	5,5	19	33	29	-	-3,8	-
19(N)	6	21	33	-	31,7	-	-1,46

El tamaño total estimado es más cercano al tamaño real en 17 de los 19 ejemplares a partir de las medidas de la concha realizadas mediante el calibre múltiple. Si se asumen probabilidades similares de producir el mismo error para ambas herramientas ($p=q=0,5$), la probabilidad de que se pudiera producir este resultado al azar sería $<0,001$, por lo que las diferencias entre ambos dispositivos son altamente significativas, indicando una mejor precisión del nuevo aparato de medida. En algunos casos, el calibre múltiple reduce las imprecisiones de medida hasta en 30 mm. Además la media y la desviación estándar son también menores (Tabla 23) y los residuales muestran mucha menor dispersión, lo que en definitiva confirma el aumento en exactitud y precisión del calibre múltiple frente al calibre forestal (Figura 47).

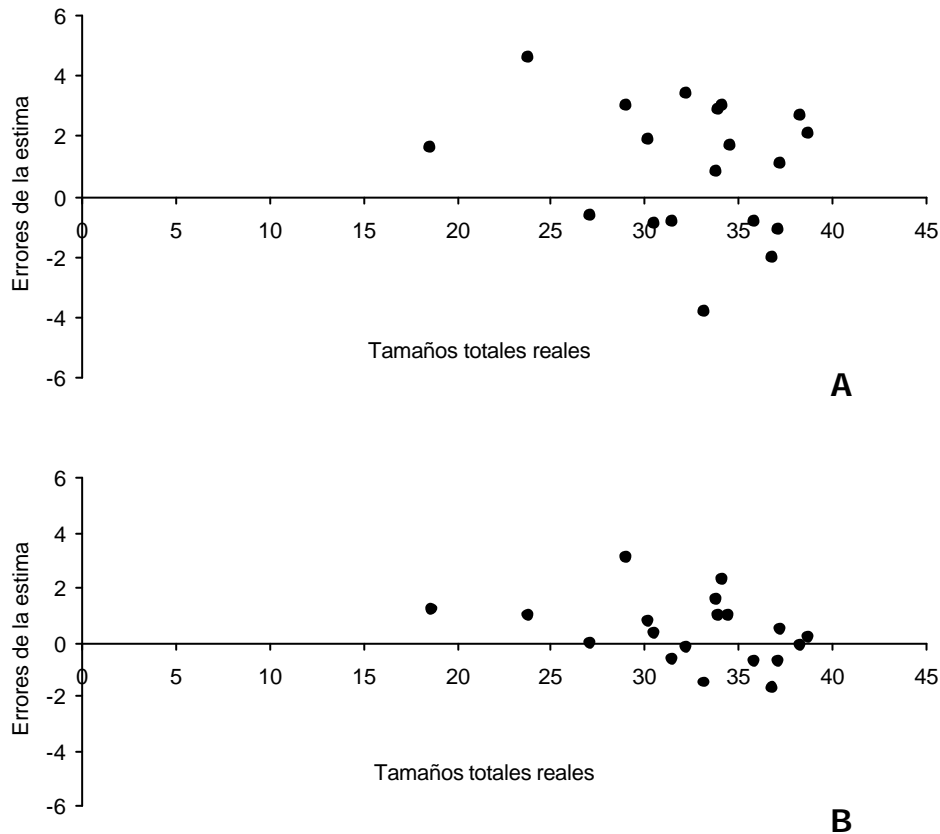


Figura 47. Dispersión de los residuales de las medidas obtenidas con ambos dispositivos. A, calibre forestal. B, calibre múltiple.

Los muestreos sucesivos llevados a cabo sobre los ejemplares inventariados en las dos poblaciones también han confirmado la mayor precisión del calibre múltiple, a partir de cuyas medidas ha sido posible desarrollar las ecuaciones de crecimiento *in situ*. A modo de ejemplo, las medidas de los ejemplares de la P1 (-13 m) realizadas con ambos dispositivos

en el periodo 1999-2000, muestran como después de 12 meses, los tamaños totales de 46 ejemplares disminuían en lugar de aumentar con el calibre, mientras que sólo 28 lo hacían con la nueva herramienta (Tabla 24).

Tabla 24. Tamaños totales de los 91 ejemplares medidos con ambos dispositivos en el periodo 1999-2000 en la P1. Htt, tamaños totales teóricos. Dif., diferencia de las medidas consecutivas. VAD, valor absoluto de la diferencia. N, medidas realizadas con el calibre múltiple. En verde están señaladas las medidas imprecisas obtenidas con el calibre, mientras que en azul las obtenidas con el calibre múltiple.

Número	Htt(99)	Htt(00)	Dif. 99-00	VAD	Htt(99)(N)	Htt(00)(N)	Número	Dif.99-00 (N)	VAD(N)
182	24,3	30,4	6,1	6,1	24,7	30,3	10	5,6	5,6
177	26,3	33,5	7,2	7,2	27,5	34,8	3	7,4	7,4
27	27,6	34,9	7,4	7,4	27,5	29,4	2	1,8	1,8
201	28,3	33,0	4,7	4,7	28,2	29,4	4	1,2	1,2
146	29,1	33,8	4,8	4,8	30,8	36,1	6	5,4	5,4
141	29,5	32,9	3,5	3,5	30,9	34,0	7	3,2	3,2
21	31,7	34,7	3,1	3,1	31,3	31,7	11	0,4	0,4
164	32,6	30,3	-2,3	2,3	32,0	32,8	7	0,8	0,8
67	32,9	35,5	2,7	2,7	32,1	37,0	8	4,8	4,8
139	33,0	32,1	-0,9	0,9	32,7	33,6	9	0,9	0,9
208	33,7	30,0	-3,7	3,7	32,9	34,4	5	1,5	1,5
116	33,7	39,9	6,2	6,2	33,0	35,1	13	2,1	2,1
142	34,8	38,8	4,0	4,0	33,1	34,5	14	1,4	1,4
172	35,4	34,5	-0,9	0,9	35,3	38,6	15	3,3	3,3
224	36,2	35,2	-1,0	1,0	35,8	37,9	16	2,1	2,1
145	37,6	40,9	3,3	3,3	35,9	37,5	24	1,6	1,6
80	37,6	37,4	-0,2	0,2	37,9	40,0	17	2,1	2,1
178	38,5	41,4	2,9	2,9	39,1	39,0	1	-0,1	0,1
135	38,8	38,6	-0,2	0,2	40,0	39,2	18	-0,9	0,9
173	39,3	43,1	3,8	3,8	40,8	43,1	12	2,3	2,3
132	41,4	39,7	-1,7	1,7	41,2	42,0	26	0,8	0,8
124	43,2	46,0	2,8	2,8	42,0	43,6	19	1,7	1,7
63	43,5	45,0	1,4	1,4	42,3	44,5	21	2,2	2,2
104	43,6	38,2	-5,4	5,4	42,4	42,4	25	0,0	0,0
107	44,1	45,2	1,0	1,0	42,7	42,9	20	0,2	0,2
185	44,2	43,1	-1,1	1,1	43,0	45,7	30	2,7	2,7
110	45,0	45,7	0,6	0,6	43,2	44,8	32	1,6	1,6
181	45,0	43,8	-1,2	1,2	44,5	47,6	33	3,0	3,0
62	46,6	48,1	1,5	1,5	45,1	45,6	39	0,5	0,5
68	46,6	44,9	-1,7	1,7	45,1	46,3	27	1,2	1,2
115	46,7	48,5	1,8	1,8	46,4	46,4	23	-0,1	0,1
218	47,0	42,1	-4,9	4,9	46,8	47,6	28	0,8	0,8
46	47,2	48,5	1,3	1,3	47,1	47,7	35	0,6	0,6
28	47,4	45,7	-1,7	1,7	47,3	45,7	31	-1,6	1,6
136	48,5	50,1	1,7	1,7	47,4	49,0	34	1,6	1,6
79	48,5	48,4	-0,1	0,1	47,7	46,4	29	-1,2	1,2
180	49,2	49,5	0,3	0,3	47,9	49,8	37	1,9	1,9
121	49,3	50,5	1,2	1,2	48,5	46,7	49	-1,8	1,8
77	49,4	47,3	-2,1	2,1	48,5	48,7	42	0,1	0,1
216	49,5	52,8	3,3	3,3	48,8	50,0	36	1,1	1,1
118	49,6	49,6	0,0	0,0	49,1	51,1	55	2,0	2,0
61	50,1	47,3	-2,8	2,8	49,4	51,2	40	1,9	1,9

138	50,3	55,9	5,6	5,6	49,5	48,2	44	-1,3	1,3
143	50,6	46,9	-3,7	3,7	49,8	50,2	45	0,4	0,4
73	51,1	48,7	-2,4	2,4	49,9	51,2	47	1,3	1,3
38	51,2	51,0	-0,3	0,3	49,9	54,1	54	4,3	4,3
40	51,5	49,7	-1,8	1,8	50,8	51,6	57	0,9	0,9
12	51,6	53,9	2,3	2,3	50,9	55,3	60	4,5	4,5
123	51,9	48,6	-3,3	3,3	51,2	50,9	38	-0,3	0,3
162	52,1	52,2	0,2	0,2	51,3	52,7	53	1,5	1,5
76	52,5	56,0	3,6	3,6	52,3	53,0	65	0,8	0,8
39	52,6	52,4	-0,2	0,2	52,3	54,6	58	2,3	2,3
50	52,7	57,8	5,1	5,1	52,4	52,7	50	0,3	0,3
30	52,8	52,4	-0,4	0,4	52,5	52,2	41	-0,3	0,3
103	53,0	46,4	-6,6	6,6	52,6	53,8	67	1,1	1,1
179	53,1	58,1	5,0	5,0	52,7	51,2	46	-1,5	1,5
47	53,7	52,0	-1,7	1,7	53,0	52,5	52	-0,5	0,5
54	54,1	56,4	2,3	2,3	53,3	52,6	75	-0,7	0,7
45	54,1	59,4	5,3	5,3	53,5	52,0	63	-1,6	1,6
120	54,1	57,1	3,0	3,0	53,6	53,6	51	0,0	0,0
11	54,3	53,5	-0,8	0,8	53,7	54,3	74	0,7	0,7
140	54,5	56,2	1,7	1,7	53,7	51,7	43	-2,0	2,0
17	54,6	53,6	-1,0	1,0	54,2	54,8	71	0,6	0,6
31	55,1	54,8	-0,4	0,4	54,4	54,6	64	0,2	0,2
131	55,7	51,4	-4,2	4,2	54,5	53,5	62	-1,0	1,0
15	55,8	59,3	3,5	3,5	54,5	55,7	70	1,2	1,2
150	55,9	54,4	-1,5	1,5	54,8	56,9	66	2,1	2,1
134	55,9	58,7	2,8	2,8	55,0	53,3	59	-1,7	1,7
111	56,4	61,4	5,0	5,0	56,0	57,5	72	1,5	1,5
151	56,6	53,4	-3,2	3,2	56,6	60,6	77	4,0	4,0
65	56,7	55,6	-1,1	1,1	56,8	55,8	85	-1,0	1,0
57	56,8	50,1	-6,6	6,6	56,9	54,5	68	-2,3	2,3
16	57,0	55,6	-1,5	1,5	57,2	57,0	79	-0,2	0,2
175	57,3	50,7	-6,6	6,6	57,3	57,9	87	0,6	0,6
75	57,4	52,8	-4,6	4,6	57,3	59,5	56	2,2	2,2
42	57,6	60,1	2,5	2,5	57,6	60,0	69	2,4	2,4
18	57,6	58,7	1,1	1,1	57,7	58,2	73	0,5	0,5
125	58,2	58,8	0,6	0,6	57,7	53,6	48	-4,1	4,1
157	58,8	59,3	0,6	0,6	58,5	59,3	76	0,8	0,8
184	58,9	57,2	-1,7	1,7	58,6	62,4	89	3,7	3,7
20	59,2	52,8	-6,4	6,4	58,8	62,0	82	3,2	3,2
22	59,7	61,2	1,5	1,5	59,0	58,6	83	-0,4	0,4
14	60,5	55,4	-5,1	5,1	59,0	54,0	81	-5,0	5,0
36	60,6	61,3	0,7	0,7	59,3	60,9	80	1,7	1,7
71	60,8	58,1	-2,8	2,8	59,5	53,4	61	-6,1	6,1
37	63,5	59,0	-4,5	4,5	60,1	59,0	84	-1,1	1,1
69	63,9	61,4	-2,5	2,5	60,7	59,8	90	-1,0	1,0
66	64,2	64,1	-0,1	0,1	61,0	59,0	88	-2,0	2,0
60	65,4	64,0	-1,4	1,4	61,8	59,9	86	-2,0	2,0
186	68,5	63,7	-4,8	4,8	62,1	63,4	78	1,3	1,3

Si se comparan las distribuciones de los tamaños totales con las de los errores, se puede observar como la distribución de errores del calibre sigue prácticamente toda la distribución de tamaños, mientras que la del calibre

múltiple se concentra en los tamaños más grandes (Figura 48).

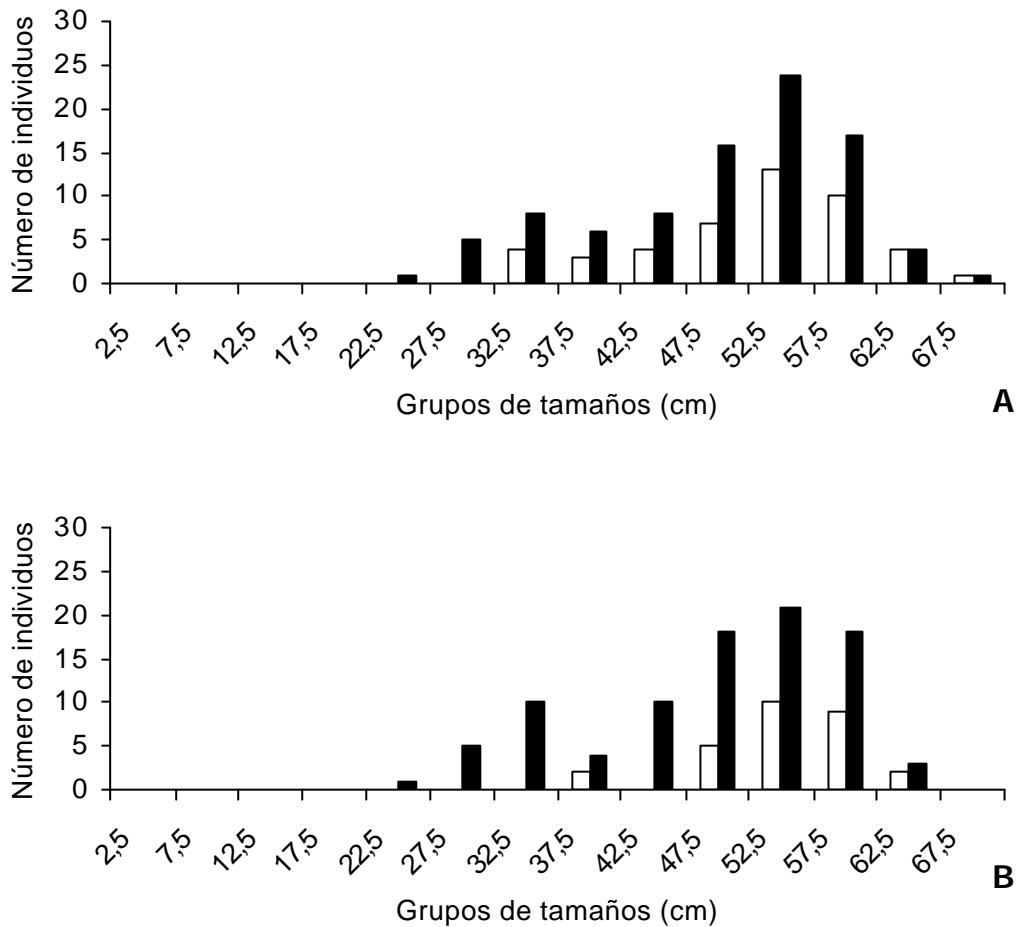
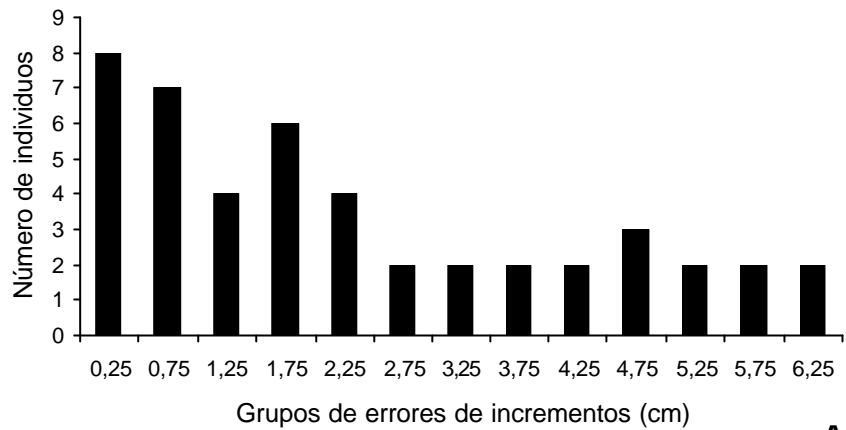
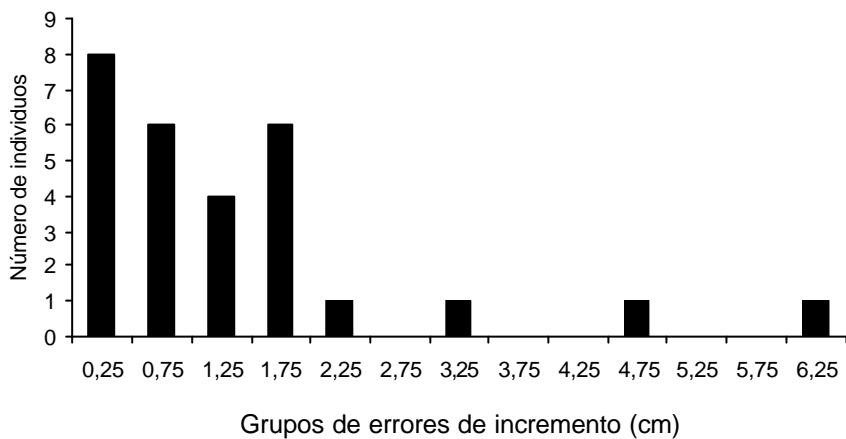


Figura 48. Distribución de tamaños (columnas en negro) y distribución de los errores (columnas en blanco), de los ejemplares de la P1 medidos durante el periodo 1999-2000. A, calibre. B, calibre múltiple.

Tanto los incrementos de tamaño como sus errores muestran importantes diferencias en la media y la desviación estándar. Puesto que se han utilizado los mismos individuos y los mismos intervalos de tiempo, sólo las imprecisiones de medida pueden explicar estas diferencias (Sokal y Rohlf, 1994). Además, excepto para tres individuos cuyos errores de medida podrían ser considerados como *outlayers*, las imprecisiones de las estimas después de aplicar la ecuación de García-March y Ferrer (1995), que incrementa estos errores en un factor de 1,79, no son mayores de 2,25 frente a 5,75 para el calibre forestal (Tabla 25, Figura 49).



A



B

Figura 49. Distribución de los errores de incremento de los individuos medidos en la P1, valores absolutos. A, calibre forestal, media = $2,46 \pm 1,97$, n = 46. B, calibre múltiple, media = $1,49 \pm 1,45$, n = 28.

Tabla 25. Media y desviación estándar de los incrementos de tamaño y de los errores de medida de ambos dispositivos. MIT, media de los incrementos de tamaño. MEI, media de los errores de incremento. *, incrementos de crecimiento y errores para el calibre múltiple después de eliminar los tres *outlayers* cuyas sobreestimaciones superaban los 2,3 cm. **, incrementos de crecimiento después de eliminar los valores negativos. n1 y n2, número de individuos.

	MIT	n ₁	MEI	n ₂
Calibre	0,2 ± 3,34	90	-2,46 ± 1,97	46
Calibre múltiple	0,8 ± 2,14	90	-1,49 ± 1,45	28
Calibre múltiple *	1,02 ± 1,87	87	-1,06 ± 0,71	25
Calibre múltiple **	1,86 ± 1,49	62	-	-
Calibre**	2,96 ± 1,94	44	-	-

En definitiva, los datos demuestran que el calibre múltiple es una herramienta mucho más precisa que las utilizadas anteriormente y que por lo tanto cumple los objetivos para los que fue diseñado, permitiendo así superar uno de los problemas más importantes que ha dificultado el desarrollo de campañas para estudiar los parámetros demográficos de *Pinna nobilis*.

3.2 Resultados del censo experimental.

En los 6.750 m² explorados durante la realización del censo se hallaron un total de 578 individuos, de los cuales 159 fueron medidos (Tabla 26).

Tabla 26. Datos de los ejemplares medidos en el censo experimental. Htt, tamaño total teórico. P, profundidad. HFS, altura fuera del sustrato. A, anchura máxima. a, anchura mínima. Las filas marcadas indican el límite de cada rango batimétrico. Las medidas son en centímetros, excepto la profundidad que es en metros.

Htt	P	HFS	A	a	Htt	P	HFS	A	a	Htt	P	HFS	A	a
8,1	3	2,4	3,2	2,9	34,9	6	18,3	14	9	38,2	12	18	14	11
10,4	3	6	4,2	2,2	35,2	6	15	12,6	11	40,0	12	18	13	12
17,7	3,5	5,6	7	6,5	35,4	6	19,3	14,8	8,7	40,6	12	24	16,5	9
20,1	4	6,9	8	7,1	35,5	6	22,3	12,3	7,1	41,8	12	27	14	8
22,0	3	12	8,1	5,3	35,7	6	15,5	12,3	11	42,0	12	20	20	12
22,6	3	10,5	8,8	6,5	37,8	6	21,5	13	8,8	44,4	12	26	12	10
22,9	2	12,2	9,6	5,7	39,5	6	27,7	14,4	6,3	45,0	12	23	19,5	12
28,5	3	11	11,6	9,5	39,7	6	17,2	18	12,3	45,2	12	25	18	11
32,1	4	16,4	14	8,5	41,0	6	19	14,7	12	45,2	12	25	15	11
34,6	2,8	23,4	11	6	41,0	6	20,5	16,6	11,2	46,0	12	24	18	12
35,3	4	17,8	12	9,5	42,6	6	19,5	15,7	12,6	46,8	11,5	32	14,8	8
46,4	4	23,2	17	12,7	45,5	6	18,5	16,4	14,8	47,6	12	31	15	9
11,2	6	4,4	4,5	3,5	47,3	6	27,3	18	10,9	48,4	12	30	19	10
11,7	6	4	4,6	4	48,9	6	23	17,7	14,2	49,0	11,5	22,5	17,5	14,5
15,0	6	7,5	6	3,9	49,5	6	25,7	17,8	13	50,0	12	28	17	12
16,2	6	5	6	6	16,9	6,5	8,3	7	4,5	50,4	12	23	18	15
17,4	6	9,7	6,8	4	18,6	6,5	10	6,9	4,5	52,6	12	27	19	14
18,7	6	11	7	4	18,7	9	8,4	7,7	5,5	52,8	12	29	17	13
19,7	6	8,5	7	6	20,9	9	9,7	7,1	6	53,0	12	31	21	12
20,7	6	6,2	9	7,8	24,5	6,5	11,5	8	7	53,8	12	30	21	13
20,7	6	8,9	7,4	6,3	30,8	6,5	16	10,5	8	56,0	12	34	19,5	12
23,0	6	9,4	9	7,3	37,6	7	18,5	15	10,4	56,0	12	26	21	16,5
23,3	6	11	8,6	6,6	38,4	7	20	14	10	56,5	11,5	30	17,5	14,5
25,9	6	12,2	8,2	7,4	41,8	9	18	17	13	59,7	12	27	20	18
26,2	6	12,5	8,9	7,4	42,0	7	20	17	12	60,6	12	31,5	22	16
26,5	6	11,5	9,9	8,1	44,5	6,5	20	16	13,4	61,9	12	31	22	17
28,0	5,5	14,3	10,4	7,4	44,6	9	20,8	15,4	13	71,4	12	44	24	15
28,9	6	13,4	9,7	8,4	44,8	9	23,7	15,3	11,5	27,3	14	12,5	9,6	8
30,0	6	17,9	12	6,5	44,9	7	27,4	14,7	9,5	33,7	12	18	14	8,5
30,3	6	14,9	11	8,3	46,3	9	22,5	17	13	45,2	14	22	19	12,7
31,5	6	13,3	12,3	9,9	46,8	9	27,5	16	10,5	47,5	12	30	16	9,5
31,5	6	13,5	11,7	9,8	49,9	9	24,5	17,6	13,9	48,7	12	24	17,5	13,5
32,7	6	19,7	14	7	50,3	9	21,5	18,8	15,8	49,0	12	27	17	12
32,8	6	18	12	8	52,6	8	28,5	17,7	13,2	51,7	12	31,5	19	11
33,8	6	14,5	12	10,5	52,8	8	23,1	19,3	16,3	54,9	12	24	18,5	17
36,5	6	18,8	13,5	9,6	52,8	9	26	17,5	14,7	55,8	12	32	19	13
36,5	6	19,2	12,1	9,4	53,1	8	32,6	17,1	11,2	55,8	12	32	19	13
37,5	6	17,3	15,4	11	55,3	8	31	17	13,3	56,2	12	31,5	18	13,5
39,3	6	20,5	11,4	10,2	56,6	9	27,5	17,3	16	56,5	12	26,5	18,8	16,5
39,3	6	19,5	14,5	10,8	31,6	11	15	11	9	58,4	14	36,6	19,6	11,9
39,6	6	21,2	14,5	10	33,1	11	16,5	11	9	60,0	12	38	17,5	12
45,3	6	23,9	15,3	11,7	45,7	11	25,5	15	11	60,1	12	31	19,5	16

45,5	6	26,4	15,4	10,4	47,1	10	30	16,5	9,3	61,9	12	31	18	17
47,9	6	31,1	16	9,1	49,9	11	27	15,5	12,5	45,9	14,5	29,8	27,2	8,7
49,0	6	27	17,2	12	50,5	11	33	19	9,5	48,8	14,5	23,2	20	14
18,0	6	8	5,4	5,3	50,7	11	30,5	18	11	49,8	14,5	26	18	13
19,0	6	9	6,2	5,3	53,3	11	34	18,5	10,5	54,8	15	33,5	17,9	11,6
22,3	6	12,8	8	5	54,7	10	26,5	17,5	15,5	56,8	14,5	34,1	20	12,4
22,5	6	8,6	9,4	7,5	54,8	11	31	21	13	61,0	14,5	29,7	18,7	17,2
23,8	6	13,5	8,3	5,5	55,6	11	30	19,5	14					
28,2	6	12,5	9	8,5	58,3	11	34,5	18,5	13					
28,5	6	16,4	9,7	6,5	17,2	11,5	9,5	7	4					
28,9	6	13	9,2	8,6	30,0	12	17	12	7					
33,3	6	15,4	12,4	9,7	32,3	11,5	17,5	10	8					
34,9	6	17	12,7	9,7	35,2	12	15	16	11					

La distribución de los muestreos por rangos de profundidad ha servido para detectar que tanto el número de individuos como la media de tamaños tiende a aumentar con esta (Tabla 27). Sin embargo, aunque en términos generales la cantidad de ejemplares observados aumenta con la profundidad y en la mayoría de muestreos el número de individuos por unidad de superficie es muy similar dentro de cada rango batimétrico, en algunos casos se han detectado importantes variaciones locales en la densidad de especímenes. Por ejemplo, en cinco de los seis muestreos realizados en el rango de 11 a 15 m de profundidad, el número de individuos/100 m² oscila entre 9,2 y 15,1 ejemplares. Sin embargo, en uno de los muestreos solamente se observaron 2,9 individuos/100m². Este hecho parece estar indicando que los ejemplares de esta especie se distribuyen de una forma más o menos homogénea dentro de cada rango batimétrico en la ensenada de Moraira, pero que existen algunas zonas donde las condiciones ambientales pueden estar alterando localmente la supervivencia de los ejemplares y, por lo tanto, influyen en la densidad local del contingente de individuos.

Tabla 27. Número de individuos (NI), densidad de individuos/100 m² (DI) y media de tamaños (?) para cada rango batimétrico (R) observados durante la realización del censo experimental. ID, identificación de círculos. P, profundidad. S, superficie censada dentro de cada círculo.

R (m)	ID	P (m)	S (m ²)	NI	DI	DI (R)	? (R)
0-5	1	3	1256	13	1,0	1	25,8±10,3
6-10	2	6	706,4	34	4,8	6,5±3,1	35±11,9
	3	7	314	35	11,1		
	4	8	314	16	5,1		
	5	8,5	314	15	4,8		
11-15	10	11,5	314	43	13,7	10,7±4,3	49,1±9,8
	11	11,5	942	114	12,1		
	6	13	314	29	9,2		
	7	14	1256	190	15,1		
	8	14	706,8	80	11,3		
	9	15	314	9	2,9		

En la Figura 50 se puede observar la dispersión de las tallas respecto a la profundidad donde ha sido medido cada ejemplar. La dispersión de los puntos se ajusta a una ecuación de una recta de pendiente positiva con una

significatividad $<0,001$:

$$T=16,307 + 2,7353*P$$

$$r^2= 0,424$$

Donde T es el tamaño y P la profundidad.

Tamaños (cm)

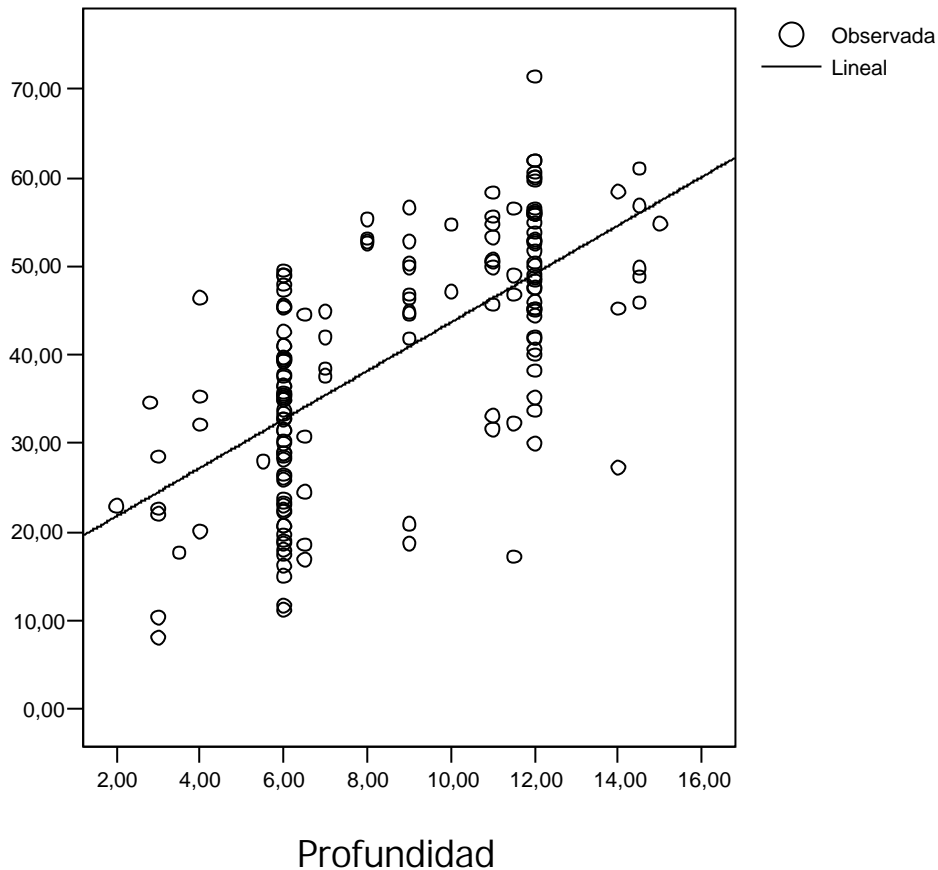


Figura 50. Distribución de tallas con la profundidad de los ejemplares medidos durante el censo experimental.

Un caso similar ocurre con la densidad de individuos, donde el número de ejemplares con respecto a la profundidad sigue la relación de una ecuación potencial de pendiente positiva (significatividad $<0,05$) y con un valor de b ligeramente mayor de 1:

$$Ni=0,4826*P^{1,1727}$$

$$r^2=0,478$$

En este caso, la existencia de algunos *outlayers* en la densidad de individuos supone una significatividad peor que en el caso anterior, aunque la

tendencia al aumento en la densidad de individuos con el incremento de la profundidad sigue siendo evidente (Figura 51).

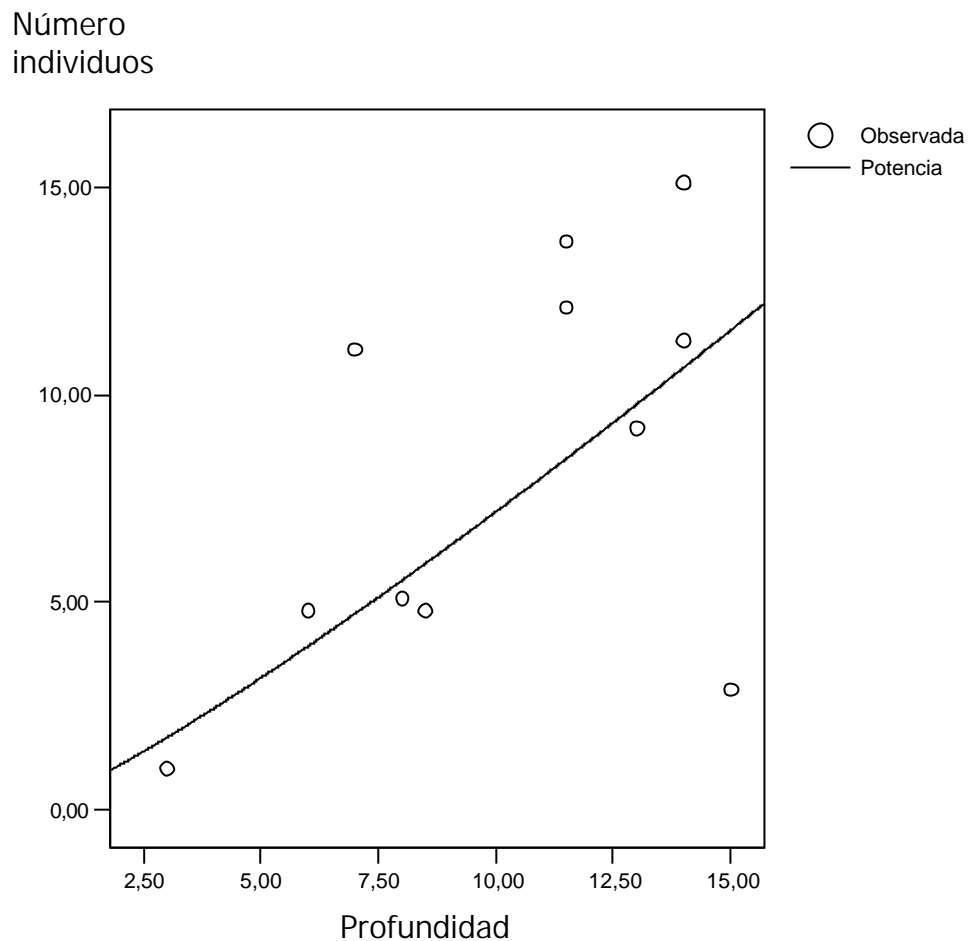


Figura 51. Densidad de individuos/100 m² respecto a la profundidad de realización de cada círculo.

Para poder estimar la densidad de individuos en la ensenada de Moraira es necesario ponderar el esfuerzo realizado en cada rango batimétrico, aunque se trata de una estima burda puesto que sería necesario conocer con exactitud la extensión proporcional de cada franja de profundidad considerada. Suponiendo que estas extensiones fueran iguales, el resultado final sería de 4,5 individuos/100 m² en el rango de 0 a 15 m de profundidad. No obstante, la franja correspondiente a los primeros 5 m de profundidad, donde el número de individuos es más bajo, es considerablemente más estrecha que las otras dos, por lo que se puede suponer que la densidad de individuos será algo mayor y estará localizada entre 4,5 y 10,7 individuos/100 m². Este valor es próximo al indicado por Zavodnik et al. (1991) para el Mar Adriático (9 individuos/100 m²).

3.3 Estudio de las características demográficas y de los factores causantes de la estructura poblacional de *Pinna nobilis*.

3.3.1 Desplazamiento.

En las Figuras 52 y 53 se pueden observar las posiciones de los ejemplares inventariados en cada población.

Todos los individuos vivos han podido ser localizados fácilmente en las sucesivas campañas de muestreo a partir de sus distancias a las varillas de acero clavadas en la mata de *Posidonia*. Muy pronto fue evidente que no era necesaria la realización de observaciones consecutivas separadas por cortos periodos de tiempo para controlar el desplazamiento de los individuos, ya que todos los ejemplares estaban siempre en la misma localización donde habían sido observados previamente. Después de los seis años de estudio, todos los ejemplares vivos inventariados en las dos áreas han permanecido en el mismo lugar de su primera observación.

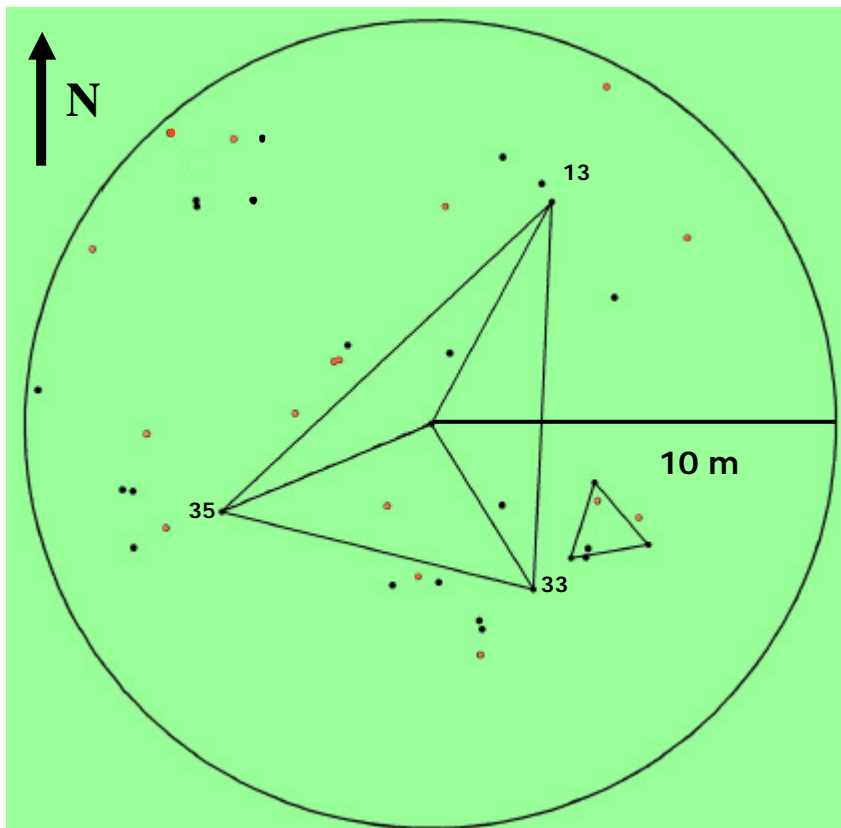


Figura 52. Ejemplares inventariados en la P2. Los puntos rojos simbolizan los individuos muertos en el periodo 1997-2000. Los números indican los identificadores de cada piqueta clavada en el fondo.

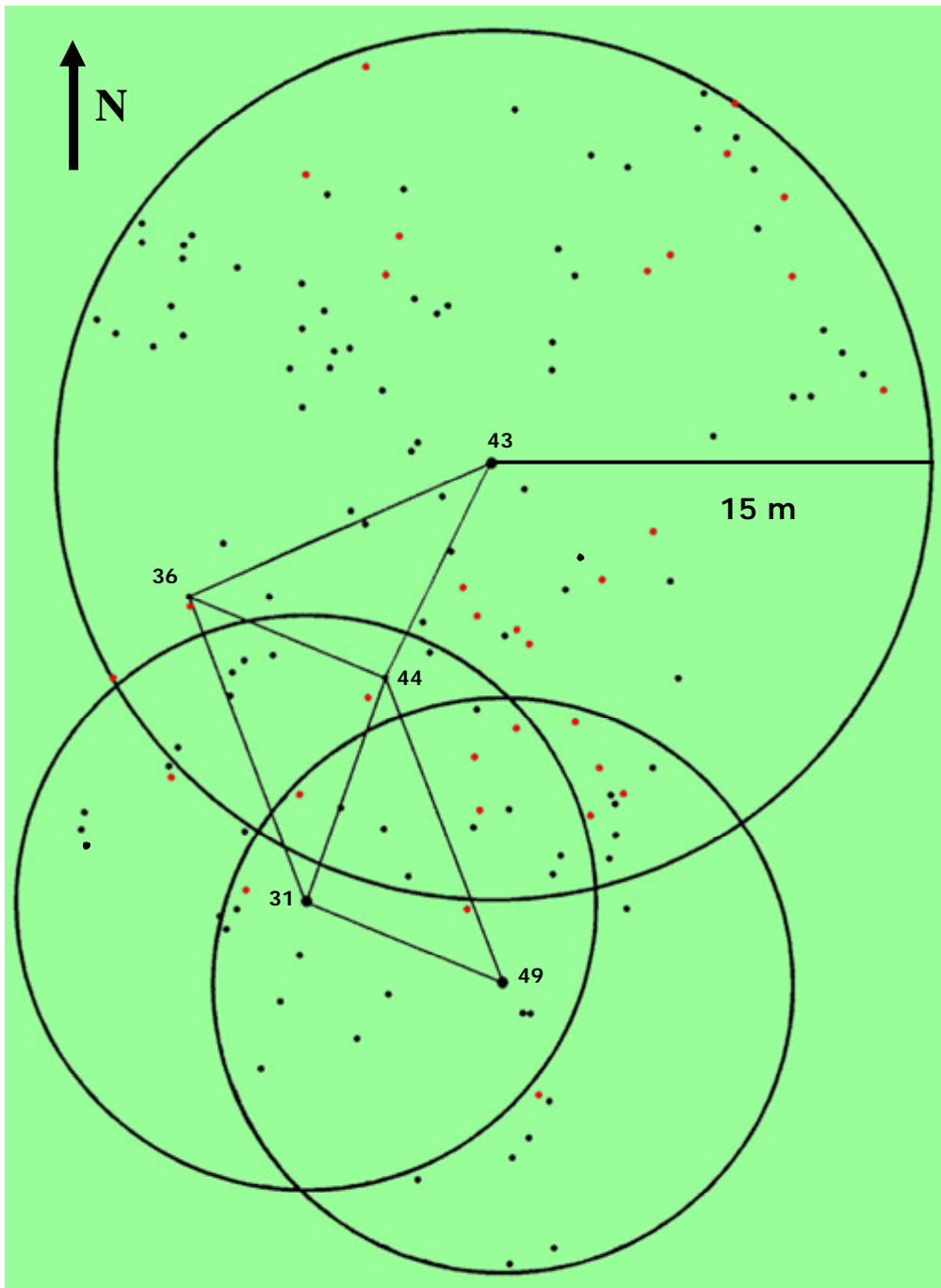


Figura 53. Ejemplares inventariados en la P1 (-13 m). Los puntos rojos simbolizan los individuos muertos en el periodo 1997-2000. Los números indican los identificadores de cada piqueta clavada en el fondo.

Por lo tanto, se ha descartado definitivamente que el desplazamiento de individuos juveniles de cotas más superficiales hacia otras más profundas durante la vida de los ejemplares sea la causa de la peculiar estructura poblacional de *Pinna nobilis* en la ensenada de Moraira.

3.3.2 Densidad de individuos y distribución espacial en las superficies inventariadas.

Tal y como se observó en la realización del censo experimental, la densidad de individuos inventariados dentro de las áreas de estudio muestra importantes diferencias en relación con la profundidad.

La densidad de individuos en 2000 es mayor en la P1 a 13 m de profundidad (103 ejemplares vivos, 10,3 individuos/100 m²) que en la P2 a 6 m de profundidad (20 ejemplares vivos, 6 individuos/100m²). El número de ejemplares por unidad de superficie concuerda de forma muy ajustada con la media de individuos esperada para cada rango batimétrico a partir de los datos del censo experimental (Tabla 28), lo que confirma que los ejemplares se encuentran cada vez más agregados según aumenta la profundidad.

Tabla 28. Densidad de individuos observada en el censo experimental y en las poblaciones inventariadas. P1 y P2, población 1 y población 2.

	Censo		Áreas inventariadas	
	6 a 10	11 a 15	P2 (-6 m)	P1 (-13 m)
Individuos/100 m ²	6,5±3,1	10,7±4,3	6	10,3

Sin embargo, el estudio de la distribución espacial de los individuos dentro de cada una de las poblaciones, muestra que no existe evidencia suficiente para poder afirmar que los ejemplares no se encuentran distribuidos aleatoriamente (P1, $\chi^2 = 0,41$, d.f. = 3, p-valor > 0,5, P2, $\chi^2 = 0,98$, d.f. = 2 and $0,3 < p\text{-valor} < 0,5$). Por lo tanto, aunque los individuos tienden a estar más agregados con el incremento de la profundidad, como demuestran los datos del censo experimental y de densidad de individuos dentro de las poblaciones inventariadas, dentro de la pequeña escala de cada área estudiada los ejemplares no tienden a estar más agregados ni a repartirse de forma uniforme.

En la Naturaleza, los casos en los que la distribución de los organismos es aleatoria son los más escasos. Por ello, para poder admitir que una especie se distribuye aleatoriamente deben valorarse dos posibilidades i) no debe haber tendencia de los individuos de la población a alejarse o acercarse entre ellos y ii) los factores medioambientales no deben tener ningún efecto, o un efecto relativamente pequeño, en la dispersión de la población (Elliott, 1983). El hecho de que los ejemplares no se hayan desplazado durante los cinco años de muestreo confirma la primera de las premisas, dejando a un lado la posibilidad de que las larvas realizaran una primera selección de hábitat durante los primeros estadios del proceso de fijación, cuya pauta se desconoce. Los posibles efectos de algunos factores ambientales sobre la distribución de los ejemplares de *Pinna nobilis* en las áreas inventariadas, como por ejemplo los efectos del hidrodinamismo, serán valorados en los próximos apartados.

3.3.3 Orientación.

Como puede ser deducido a partir de los datos del estudio de desplazamiento expuestos anteriormente, ningún individuo ha cambiado su posición durante el periodo monitorizado. Por lo tanto, para realizar el análisis de la orientación de las valvas de los individuos de ambas poblaciones sólo han sido necesarios los datos de los individuos vivos de la campaña de 2000.

Los resultados muestran que no es posible descartar una orientación aleatoria de la concha en la P1, p -valor = 0,663 y 0,375 para los intervalos de las orientaciones consideradas N, S, E y O y para N-S vs. E-O, respectivamente. Por el contrario, en la P2 (-6 m), las diferencias son muy significativas cuando se comparan los intervalos de orientación N-S frente a E-O (p -valor = 0,007) y no lo son cuando se comparan los cuatro intervalos de 90° N, S, E y O (p -valor = 0,055), aunque los resultados del test se encuentran muy cerca de producir valores significativos, probablemente como reflejo de la importancia de las diferencias de orientación N-S frente a E-O. De hecho, 16 de los 20 individuos tienen sus valvas orientadas en dirección N-S (Figura 54).

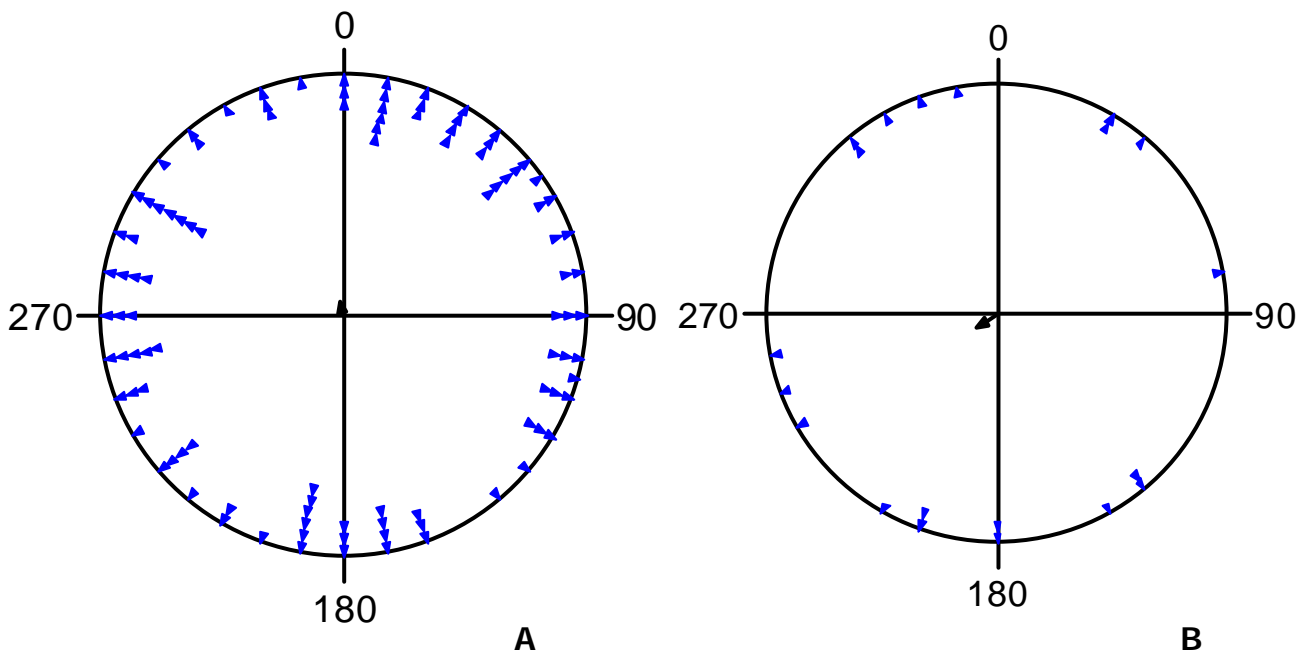


Figura 54. Gráficos de las orientaciones de la concha de los ejemplares vivos en ambas poblaciones. A, P1. B, P2.

Los resultados del índice de exposición de Thomas (1982), muestran que la máxima exposición al oleaje en la zona se localiza en el intervalo entre SO y ESE en ambas poblaciones, siendo proporcionalmente más intenso en la zona donde se halla la P2 (-6 m) (Figura 55), donde los valores de orientación preferente de los individuos coinciden con los valores más altos de exposición al oleaje.

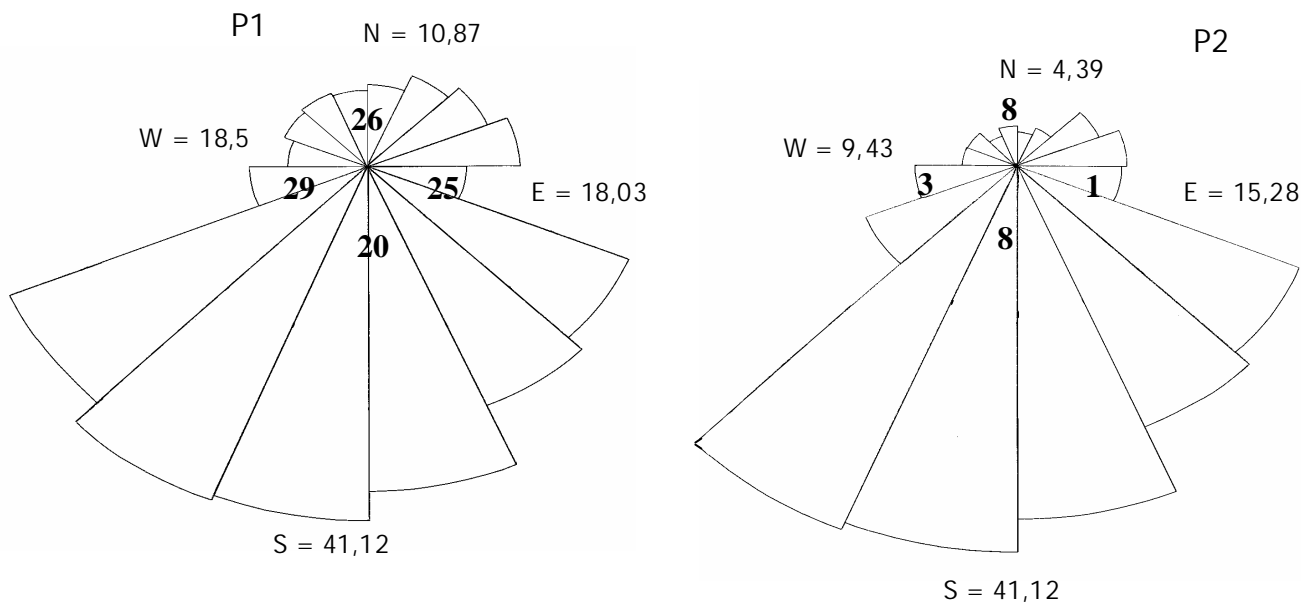


Figura 55. Índice de Thomas en la zona donde se encuentra cada una de las poblaciones inventariadas.

3.3.4 Distribución de tallas de los ejemplares inventariados y evolución del contingente.

Tal y como ocurría con la densidad de individuos, la distribución de tamaños de los individuos localizados dentro de las superficies inventariadas también muestra diferencias estadísticamente significativas entre ambas poblaciones. La media de tamaños es mayor en la P1, a 13 m de profundidad que en la P2, a 6 m de profundidad ($x = 47,5 \pm 9,59$; P2, $x = 29,8 \pm 7,39$, $p\text{-valor} < 0,001$), siendo ambas muy similares a las observadas en el censo experimental (Tabla 29).

Tabla 29. Media y desviación estándar de los individuos medidos en el censo experimental y de los individuos vivos en 2000 de las poblaciones inventariadas. P1 y P2, población 1 y 2.

	Censo		Áreas inventariadas	
	6 a 10	11 a 15	P1	P2
Media de tamaños	$35 \pm 11,9$	$49,1 \pm 9,8$	$47,5 \pm 9,59$	$29,8 \pm 7,39$

Además, la P2 (-6 m) no sólo tiene los ejemplares más pequeños sino que también posee una mayor proporción de estos (Figura 56), aunque en ambas localidades se han observado individuos de pequeña talla.

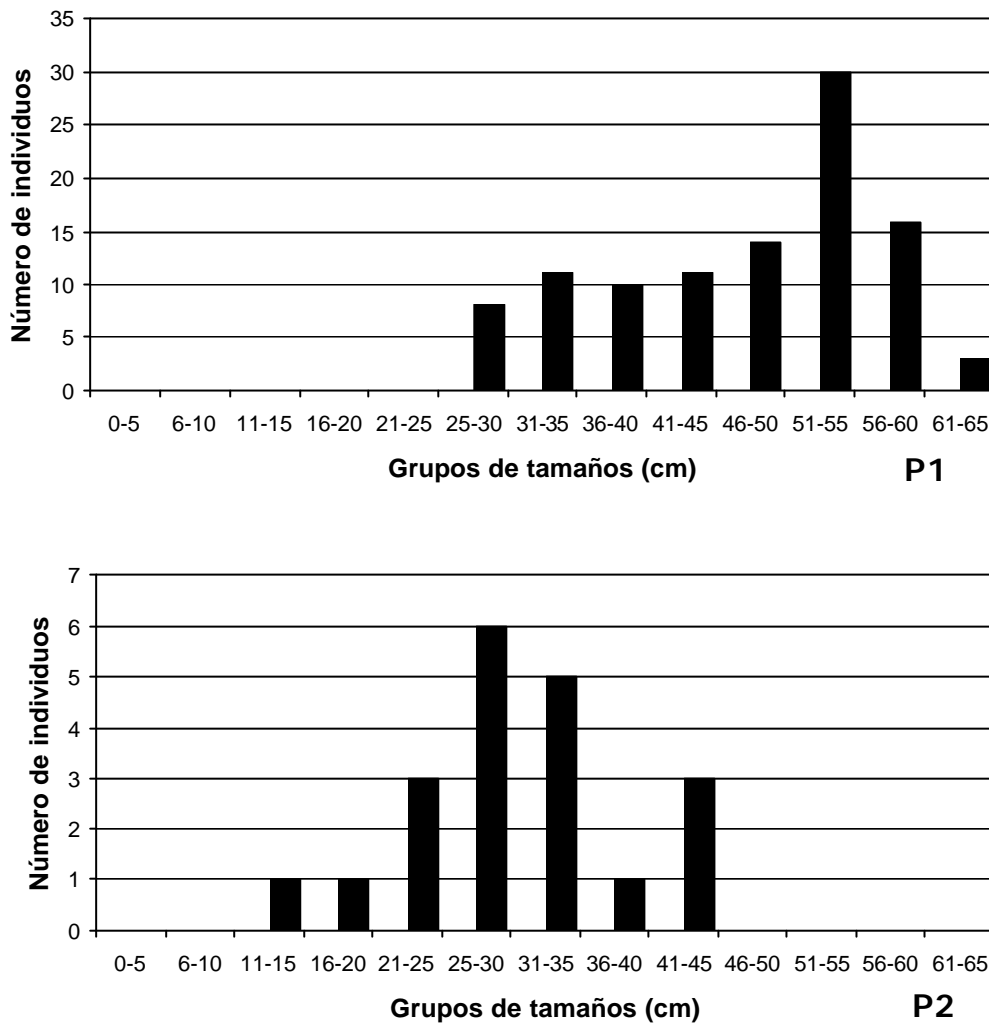


Figura 56. Distribución de tallas de los ejemplares vivos localizados en ambas áreas en 2000.

En el ANEXO 1 Se encuentran todas las medidas obtenidas de los distintos ejemplares, tanto con el calibre forestal como con el calibre múltiple, así como los tamaños totales estimados con cada ecuación.

3.3.4.1 Mortalidad.

La mortalidad anual fue homogénea durante los primeros dos años, pero se incrementó drásticamente en 2000 en ambas poblaciones (Tabla 30).

Tabla 30. Media (?) y número total de individuos muertos, coeficiente de mortalidad total (z) y porcentaje de individuos muertos (%) en cada grupo de tamaños durante el periodo 1997-2000 en ambas poblaciones. P1 y P2, población 1 y 2.

	P1			Total	P2		
	0-30	31-45	46-		0-30	31-	Total
1998	0	1	6	7	1	2	3

1999	1	1	5	7	2	1	3
2000	8	3	7	18	4	6	10
Media	3±4,4	1,7±1,2	6±1	10,7 ± 6,4	2,3±1,5	3±2,6	5,3 ± 4
%	6,8	3,8	13,6	24,2	19,4	25	44,4
zi	0,25	0,05	0,08	0,09	0,15	0,25	0,20

La mortalidad total muestra diferencias importantes entre ambas poblaciones ya que, en relación a la densidad de individuos, han muerto muchos más ejemplares en la P2 (-6 m) (16 individuos muertos de un total de 36) que en la P1 (-13 m) (32 individuos muertos de un total de 135).

Respecto a la mortalidad por grupos de tamaño en cada población, se han detectado diferencias significativas en la P1, ($0,05 < p\text{-valor} < 0,01$, g.l. = 2), donde la frecuencia de muertes del grupo de tamaños entre 0 y 30 cm, producida sobre todo en el periodo 1999-2000, es muy superior a la esperada a partir de una distribución aleatoria de mortalidad, mientras que la frecuencia de mortalidad del grupo de tamaños comprendido entre 31 y 45 cm es considerablemente menor a la esperada. Esta misma tendencia no se observa en la P2 (-6 m), donde la mortalidad se concentra en los ejemplares más grandes (grupo de tamaños entre 31 y 46 cm), aunque las diferencias no son estadísticamente significativas para esta población ($0,3 < p\text{-valor} < 0,5$, g.l.= 1) (Tabla 31).

Tabla 31. Mortalidad observada y esperada en cada grupo de tamaños dentro de cada población.

P1	0-30 (cm)	31-45 (cm)	46- (cm)	Total
Observada	9	5	18	32
Esperada	3,88	8,73	19,39	32
P2	0-30 (cm)	31- (cm)		Total
Observada	7	9	-	16
Esperada	8,4	7,6	-	16

Los coeficientes de mortalidad total reflejan las diferencias en el número de ejemplares muertos, siendo el valor de z de la P2 (-6 m) aproximadamente el doble que el de la P1 (-13 m) ($z_1=0,09$ y $z_2=0,20$). Además, los valores de z_i calculados para cada grupo de tamaños muestran diferencias muy importantes entre ambas poblaciones para el rango comprendido entre 31 y 46 cm, ($z_{p1(31-45)} = 0,05$, $z_{p2(31-)} = 0,25$), siendo más similar para el rango comprendido entre 0 y 31 cm ($z_{p1(0-31)} = 0,25$, $z_{p2(0-31)} = 0,15$).

3.3.4.2 Crecimiento.

Respecto al estudio de crecimiento *in situ*, las medidas de los ejemplares han mostrado desde un principio la existencia de ritmos de crecimiento distintos entre ambas poblaciones, hecho que se ha visto posteriormente reflejado en las ecuaciones de crecimiento. Las diferencias observadas son muy importantes y afectan tanto a la velocidad a la que se alcanza el tamaño máximo asintótico

(k), como al propio tamaño máximo alcanzado (Lmax).

Sin embargo, estas diferencias son opuestas. En la P2 (-6 m), la velocidad a la que se alcanza el tamaño máximo asintótico es muy superior a la de la P1 (-13 m), mientras que el propio tamaño asintótico es considerablemente inferior (P1, $L = 56,0345(1 - e^{-0,1652t})$; P2, $L = 37,5937(1 - e^{-0,4041t})$) (Figura 57), indicando que los ejemplares crecen hasta alcanzar tamaños similares durante los primeros 5-6 años de vida, pero que posteriormente existe un freno considerable en el crecimiento en los ejemplares de la P2 (-6 m). Las diferencias entre ambas curvas de crecimiento son significativas con un $p\text{-valor} < < 0,001$, por lo que se puede afirmar que existen importantes diferencias entre las tasas de crecimiento de los dos grupos de individuos. La limitación de las tallas máximas en zonas superficiales tiene como consecuencia que en estas zonas se observen ejemplares “enanos” respecto a los individuos localizados en cotas más profundas a partir de una cierta edad.

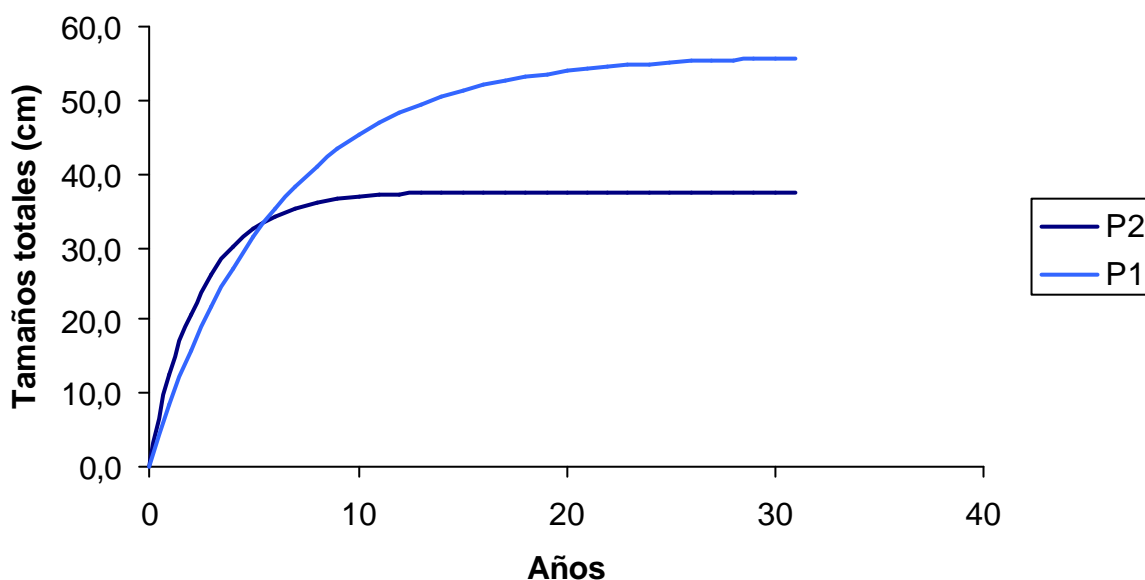


Figura 57. Gráfica de las ecuaciones de crecimiento de VB de ambas poblaciones. P1 y P2, población 1 y 2 respectivamente.

Como se encuentra descrito en el apartado 3.6, la precisión de los resultados de las ecuaciones de crecimiento realizadas tanto a partir del crecimiento *in situ*, como de las valvas de ejemplares muertos, está marcada por el continuo proceso de erosión anterior y regeneración de la concha, por lo que la extrapolación de la edad de un ejemplar a partir del tamaño de un individuo mediante estas ecuaciones puede producir desviaciones importantes respecto a la edad real. No obstante, las ecuaciones proporcionan abundante información de la evolución general de cada población, que sirve por ejemplo para poner en evidencia las diferencias de crecimiento neto entre cotas de profundidad. Además, suponen una función matemática en la cual están

incluidos los efectos de los factores ambientales que pueden estar condicionando el crecimiento de los individuos de *Pinna nobilis*, por lo que se puede admitir que las diferencias en las tasas de crecimiento entre poblaciones que comparten un mismo acervo genético, como se ha supuesto que ocurre en la ensenada de Moraira, son producidas por las diferencias ambientales. Por lo tanto, si no se tienen en cuenta aquellos factores ambientales comunes a ambas poblaciones, o cuyas variaciones entre las dos localidades son muy pequeñas, es posible acotar cuál es la causa responsable de estas diferencias. Aplicando este criterio se ha interpretado que el hidrodinamismo es uno de los factores con la capacidad de influir en la ecología de *P. nobilis*, que puede dar lugar a las diferencias ambientales más importantes en cada zona donde se localizan las poblaciones estudiadas en la ensenada de Moraira. Por lo tanto, sus efectos sobre los individuos de cada población han sido estudiados en profundidad y los resultados obtenidos se encuentran expuestos en el próximo apartado.

3.3.5 Estudio de la importancia del hidrodinamismo en la supervivencia de *Pinna nobilis*.

La altura de ola máxima que se produjo durante el temporal de octubre de 2003, calculada mediante el método de Denny (1995) fue de 6,65 m (Tabla 32).

Tabla 32. Alturas de ola y velocidad del agua en cada uno de los cinco casos considerados. Hs, altura significativa. Hi, altura final de la ola. Ko y Ki, número de ola en alta mar y en la orilla respectivamente. Lwo y Lwi, longitud de la ola en alta mar y en la orilla de la costa respectivamente. P, profundidad. Tp, periodo de pico. V1 y V2, velocidad del agua antes y después de aplicar las correcciones por la atenuación del movimiento del agua producido por la mata de *Posidonia*.

Hs (m)	Tp (s)	P (m)	Lwo (m)	Lwi (m)	Ko	Ki	Hi (m)	V1 (m/s)	V2 (m/s)
0,64	5,2	6	42,2	35,6	0,1488	0,1763	0,6	0,28	0,14
0,64	5,2	13	42,2	41,3	0,1488	0,1520	0,6	0,10	0,05
1,90	7,4	6	85,4	55,0	0,0735	0,1142	1,9	1,07	0,54
1,90	7,4	13	85,4	73,7	0,0735	0,0853	1,7	0,55	0,27
2,50	7,6	6	90,1	56,7	0,0697	0,1108	2,5	1,44	0,72
2,50	7,6	13	90,1	76,5	0,0697	0,0822	2,3	0,74	0,37
3,70	10,2	6	159,1	77,6	0,0395	0,0810	4,3	2,59	1,30
3,70	10,2	13	159,1	110,7	0,0395	0,0568	3,8	1,43	0,72
6,55	10,2	6	-	-	-	-	4,5	3,04	1,52
6,55	10,2	13	159,1	110,7	0,0395	0,0568	6,7	2,54	1,27

Los valores de la velocidad del agua calculados a partir de los cinco casos considerados oscilan entre 0,05 y 1,27 m/s en la P1, a 13 m de profundidad y entre 0,14 y 1,52 m/s para la P2, a 6 m de profundidad, siendo siempre mayores a 6 m de profundidad para cada altura de ola considerada, con un p-valor <0,001 (Tabla 33).

Tabla 33. Velocidades del agua a nivel del fondo calculadas a partir de los valores de altura significativa (Hs) y periodo de pico (Tp), en los cinco casos considerados. P1 y P2, población 1 y 2. El último valor de la primera columna corresponde con la altura real de la ola.

Características de la ola		Velocidad del agua (m/s)	
Hs (m)	Tp (s)	P1	P2
0,64	5,2	0,05	0,14
1,9	7,4	0,27	0,54
2,5	7,6	0,37	0,72
3,7	10,2	0,72	1,30
6,65	10,2	1,27	1,52

Por lo tanto, el rango de velocidades utilizado en los experimentos realizados en el canal de ensayos hidrodinámicos de la ETSIN de Madrid ha variado desde 0,05 a 1,2 m/s, para la posición lateral, y desde 0,05 a 1,6 m/s, para la posición dorso-ventral de la concha, en incrementos de 0,1 m/s.

Las fuerzas de rozamiento obtenidas con este rango de velocidades son distintas dependiendo de la posición dorsoventral o lateral de las valvas, siendo siempre mayores para la posición lateral frente a la posición dorso-ventral (p-valor = 0,004, g.l.=11) (Tabla 34).

Tabla 34. Valores de las fuerzas de rozamiento y de los coeficientes de rozamiento de las valvas de *P. nobilis* para cada velocidad del agua testada en el canal de ensayos.

Velocidad agua (m/s)	Fuerza rozamiento (N)		Coeficiente rozamiento	
	Lateral	Dorso-ventral	Lateral	Dorso-ventral
0,05	0,38	0,03	4,91	1,52
0,15	1,10	0,20	1,55	1,04
0,25	2,35	0,47	1,20	0,87
0,35	4,13	0,88	1,08	0,82
0,45	6,53	1,45	1,03	0,82
0,55	9,77	2,13	1,03	0,80
0,65	13,05	2,98	0,99	0,80
0,75	17,03	3,98	0,97	0,81
0,88	23,28	5,43	0,97	0,81
1,00	31,14	7,26	0,99	0,83
1,10	38,27	8,80	1,01	0,83
1,20	46,66	10,50	1,03	0,83
1,30		12,35		0,83
1,40		14,28		0,83
1,50		16,51		0,84
1,60		18,61		0,83

Los coeficientes de rozamiento de la concha de *P. nobilis* calculados a partir de las velocidad del agua, muestran también valores inferiores en la orientación dorso-ventral de las valvas que en la posición lateral, aunque las diferencias no son estadísticamente significativas (p-valor = 0,117, g.l.=12). Además, los valores de los coeficientes de rozamiento en ambas superficies de la concha siguen una tasa de decaimiento exponencial con el incremento de la velocidad del agua (Figura 58), que puede ser descrita fielmente mediante las ecuaciones:

$$C_{r \text{ dorso-ventral}} = \exp^{-0,3024+(0,0685/v)}$$

$$r^2 = 0,951,$$

$$C_{r \text{ lateral}} = \exp^{-0,2482+(0,1703/v)}$$

$$r^2 = 0,943$$

donde v es la velocidad del agua, lo que indica que los coeficientes de rozamiento son altos a bajas velocidades, pero que disminuyen drásticamente hacia un valor asintótico alrededor de 0,8 y 1,0 para las superficies dorso-ventral y lateral respectivamente.

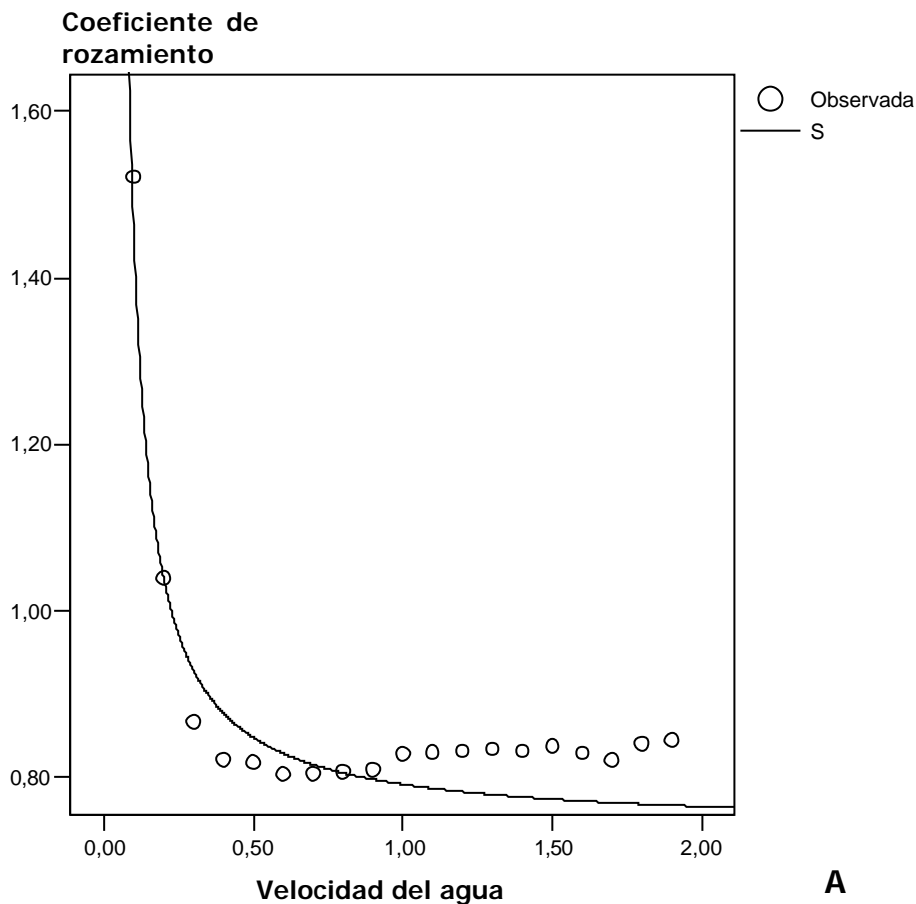


Figura 58. Evolución del coeficiente de rozamiento con el incremento de la velocidad del agua. A, posición dorso-ventral.

Coeficiente de rozamiento

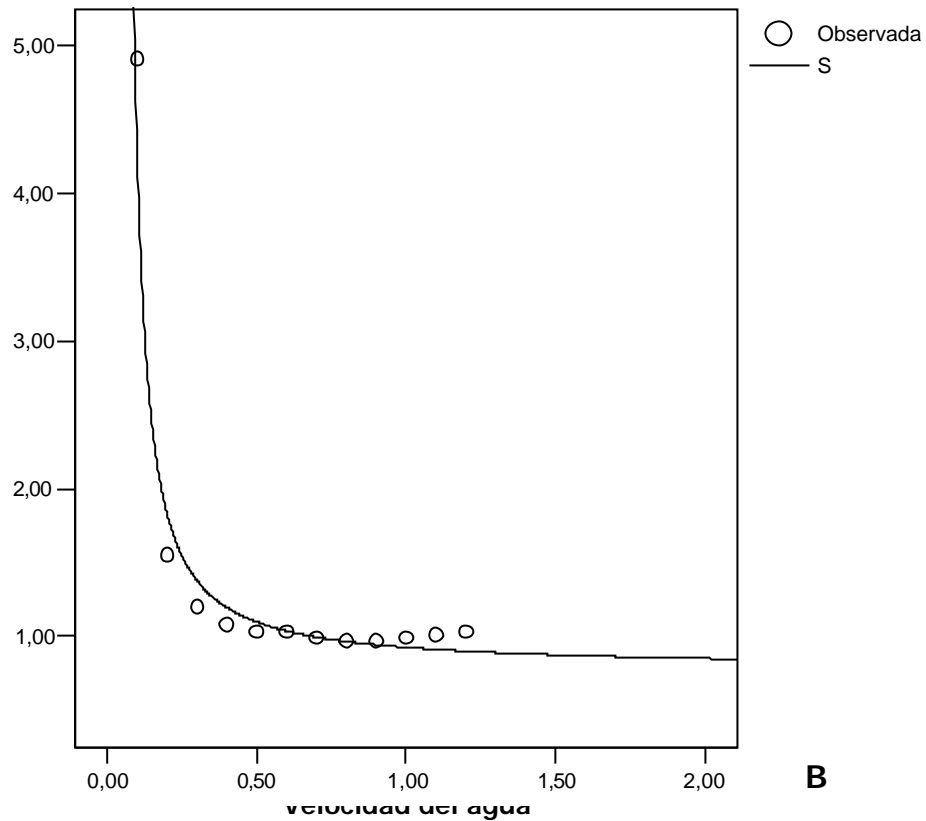


Figura 58 (Continuación). B, posición lateral.

Por otra parte, las regresiones potenciales realizadas entre el tamaño total de los individuos y la superficie de la porción expuesta de la concha muestran un incremento isométrico similar en la superficie expuesta de las valvas frente al tamaño total, con un valor de b cercano a 2, lo que indica que longitud y superficie crecen aproximadamente al mismo ritmo en ambas orientaciones de la concha (Figura 59):

$$S_L = 0,2567 * Ht^{1,9180}$$

$$r^2 = 0,988$$

$$S_{D-V} = 0,0734 * Ht^{1,8954}$$

$$r^2 = 0,975$$

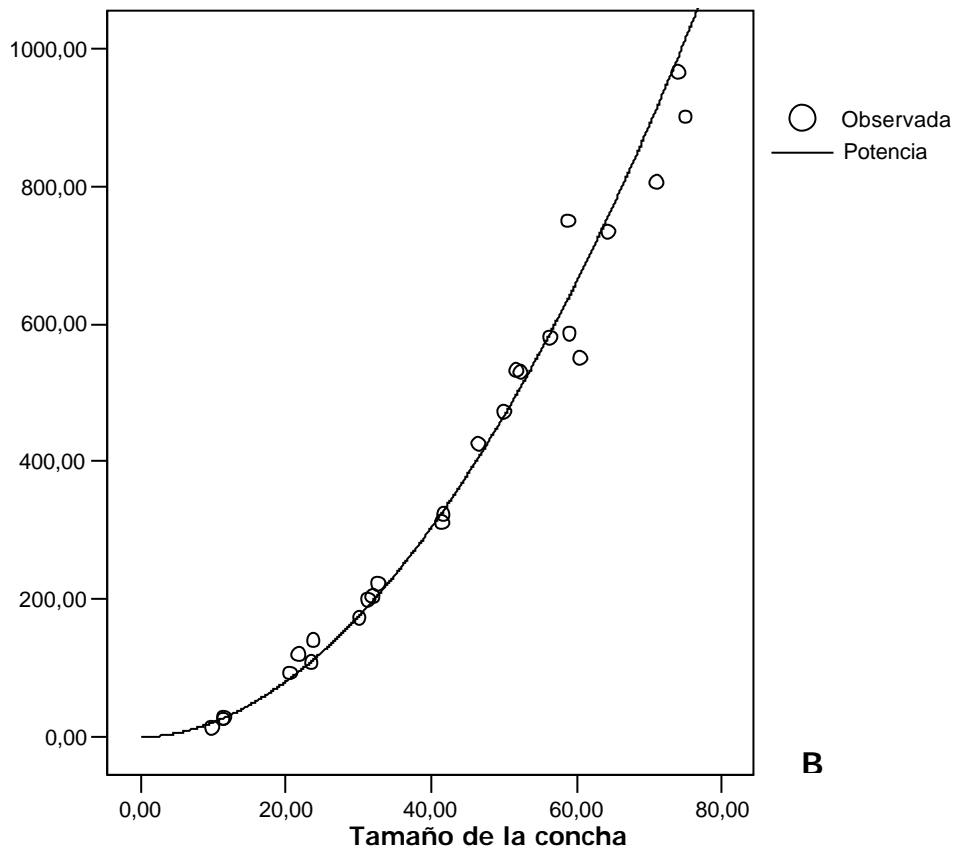
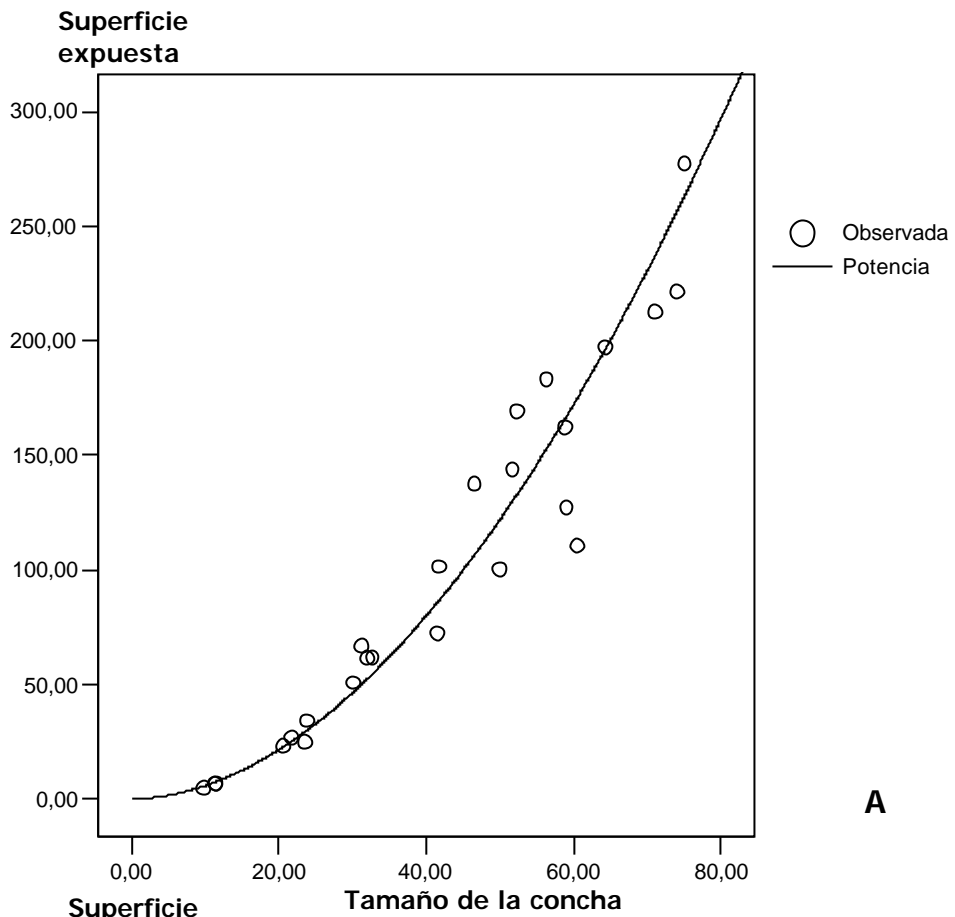


Figura 59. Aumento de la superficie expuesta de las valvas con el incremento de tamaño. A, superficie dorso-ventral. B, superficie lateral.

Es de suponer que otras variables, como la ornamentación o el volumen de las valvas, puedan influir también en la superficie de la concha que sobresale del sedimento. Sin embargo, se ha considerado que su importancia es pequeña y por lo tanto no han sido tenidas en cuenta en los cálculos. En cualquier caso, el alto valor de la correlación de ambas ecuaciones indica que los valores de longitud total de la concha explican la mayoría de la variabilidad de su superficie expuesta proyectada en un plano.

Los valores medios de la superficie expuesta de las valvas de los individuos de ambas poblaciones obtenidos mediante estas ecuaciones, así como las fuerzas de rozamiento medias correspondientes a cada velocidad del agua y orientación de las valvas de cada individuo, pueden observarse en la Tabla 35.

Tabla 35. Superficie media de las valvas de ambas poblaciones (S_m) y valores correspondientes de fuerza de rozamiento media de acuerdo con cada uno de los cinco casos de altura de ola/velocidad del agua considerados. P, población.

Población	Superficie media (cm ²)	Fuerza de rozamiento media para cada altura de ola (N)					p-valor
		1	2	3	4	5	
1	285,5±189,5	0,72±0,70	1,47±1,13	2,35±1,77	7,26±5,23	20,60±14,53	<0,001
2	65,2±38,8	0,11±0,12	0,90±0,65	1,52±1,05	4,63±3,06	6,25±4,09	<0,001
p-valor	<0,001	<0,001	0,033	0,044	0,032	<0,001	

Las diferencias de los valores medios de las fuerzas de rozamiento producidas por cada velocidad del agua en cada una de las dos poblaciones son muy significativas (p-valor <0,001 en ambos casos), mostrando un importante incremento en las fuerzas de rozamiento con el incremento de la velocidad del agua, de forma similar a las observaciones previas realizadas en el canal de ensayo.

Las diferencias entre las fuerzas de rozamiento entre poblaciones para cada altura de ola son siempre estadísticamente significativas, siendo extremas en los casos 1 y 5 por distintas razones. En el caso 1, las diferencias son debidas principalmente a las diferencias entre los coeficientes de rozamiento para cada posición de la concha, que son más importantes en los valores bajos de velocidad del agua. Sin embargo, en el caso 5, las diferencias observadas son consecuencia directa de las diferencias en la superficie expuesta de la concha y en la orientación de los individuos de cada población. Estas últimas son también responsables de que en todos los casos la fuerza media de rozamiento soportada por los ejemplares de la P2 (-6 m) sea menor que la soportada por los individuos de la P1 (-13 m), sobre todo durante el temporal de octubre de 2003, a pesar de lo esperado como consecuencia del considerable incremento de la velocidad del agua a 6 m de profundidad.

Respecto a los efectos del temporal sobre la P1, donde las fuerzas de rozamiento generadas fueron muy superiores a las producidas en la P2, en una superficie de 500 m² se recuperaron un total de siete individuos que habían

muerto durante la tormenta, lo que significa el 13,6% de la población censada en la zona. La comparación de este valor con los nueve ejemplares de este grupo de tamaños muertos durante los tres años en los que se desarrolló el estudio de mortalidad, permite obtener una idea del enorme incremento de mortalidad producido por el temporal respecto a los años anteriores y la gran capacidad de selección de tamaños que posee la acción del oleaje, puesto que tiende a matar a los ejemplares más grandes. Los tamaños y las orientaciones, cuando las placas de identificación de los individuos muertos pudieron ser recuperadas, así como las fuerzas de rozamiento soportadas por estos individuos se encuentran en la Tabla 36. Como se puede observar, todos ellos soportaron una fuerza superior a los 7 Newtons (N), cualquiera que fuera su orientación, con un rango que varía entre 7,4 y 47 N.

Tabla 36. Tamaño (Ht), fuerzas de rozamiento (Newtons) y orientación (Or) de los ejemplares muertos y vivos localizados después de la tormenta

Individuos muertos				
		Fuerza de rozamiento (N)		
ID	Ht (cm)	Lateral	Dorso-ventral	Or
1	48,6	32,5	7,4	
2	50,1	34,5	7,9	
5	52,4	37,6	8,6	
3	55,6	42,1	9,6	
151	56,4	43,3		EO
231	59,7		11,0	NS
4	58,9	47,0	10,7	
Media	54,5±4,3	39,5±5,6	9,2±1,5	
Individuos vivos				
ID	Ht (cm)	Lateral	Dorso-ventral	Or
220	29,9		3,0	NS
208	30,3		3,0	NS
67	37,0	19,2		EO
218	44,8		6,4	NS
180	49,8	34,1		EO
61	48,7		7,5	NS
57	57,5	44,8		EO
Media	42,6±10,5	32,7±12,9	5,0±2,3	

Las observaciones realizadas sobre los ejemplares hallados muertos tras la tormenta indican que hubo al menos tres causas distintas de muerte: i) rotura de la concha, ii) arrancamiento de los ejemplares, causando la pérdida de la posición vertical privilegiada (ejemplares hallados tumbados) y iii) fatiga o daño interno de los individuos, probablemente como consecuencia de la fuerza hecha al tensar los filamentos para fijar la concha más fuertemente al fondo

(ejemplares muertos hallados aún enterrados en posición normal). A diferencia que las dos primeras causas, la tercera no está relacionada con los máximos puntuales de velocidad del agua sino con el estrés continuado durante la tormenta que duró aproximadamente 24 h, presentando valores máximos de oleaje durante unas 6 h.

La alta mortalidad producida durante la tormenta en la P1 (-13 m) indica que el tamaño y la orientación de los ejemplares de esta población no eran adecuados para soportar el estrés producido por esta. Olas tan grandes y velocidades del agua tan altas a 13 m de profundidad, no habían ocurrido antes al menos en los nueve años de registro de la red WANA. De hecho, nadie en Moraira recuerda haber visto antes olas saltando por encima de la escollera del puerto. Por lo tanto, los tamaños y orientaciones de los individuos nunca antes habían sido probados frente a velocidades del agua tan altas.

Aunque sería necesaria mucha más información para poder realizar una aproximación matemática y no se pueden calcular las probabilidades de arrancamiento, sí que es posible estimar algunos de los límites de la fuerza necesaria para ello, ya que los datos de mortalidad después de la tormenta junto con los valores de las fuerzas de rozamiento soportadas por los individuos pueden ser utilizados virtualmente como un test de arrancamiento de *Pinna nobilis*. Los valores de las fuerzas de rozamiento media soportadas por cada población en cada uno de los cinco casos sirven para acotar mejor los límites de las estimas de las fuerzas de arrancamiento.

El ejemplar 231 (orientado N-S) soportó un máximo aproximado de 11 N y el ejemplar 151 (orientado E-O) un máximo de hasta 43,3 N antes de morir. No se pudo registrar la orientación de los otros cinco individuos, puesto que estaban tumbados en el fondo y no se localizaron sus marcas de identificación, pero las fuerzas soportadas por todos ellos oscila entre 7,4 y 47 N. Aunque no es posible conocer con exactitud las fuerzas de rozamiento soportadas por los individuos cuya orientación no pudo ser registrada, la media de la fuerza de rozamiento mínima es de $9,2 \pm 1,5$ N. Por lo tanto, el valor aproximado de 9 N se presenta como el primer umbral a partir del cual la supervivencia de los individuos estaba comprometida durante la tormenta.

Por otra parte, la identificación de siete ejemplares adultos que habían sobrevivido a la tormenta y cuyos tamaños y orientaciones eran conocidos, tres de los cuales soportaron grandes fuerzas de rozamiento (19,2, 34,1 y 44,8 N respectivamente) (Tabla 36), indica que la distribución de las fuerzas de arrancamiento de *Pinna nobilis* es muy amplia y que algunos ejemplares pueden soportar fuerzas muy altas.

El estudio preciso de la posición de estos ejemplares respecto a la topografía de la pradera ha permitido verificar que ninguno de ellos se encontraba en un canal o escalón y, por lo tanto, ninguno estaba más protegido que los ejemplares hallados muertos después del temporal. La topografía del área inventariada es bastante regular, salvo por un escalón de $\sim 1,5$ m, que se

sitúa al oeste y acaba en un claro de arena, cercano al límite de los círculos y una ligera pendiente en dirección N-S, que se hace un poco más pronunciada hacia el centro del círculo de 15 m (Figura 60).

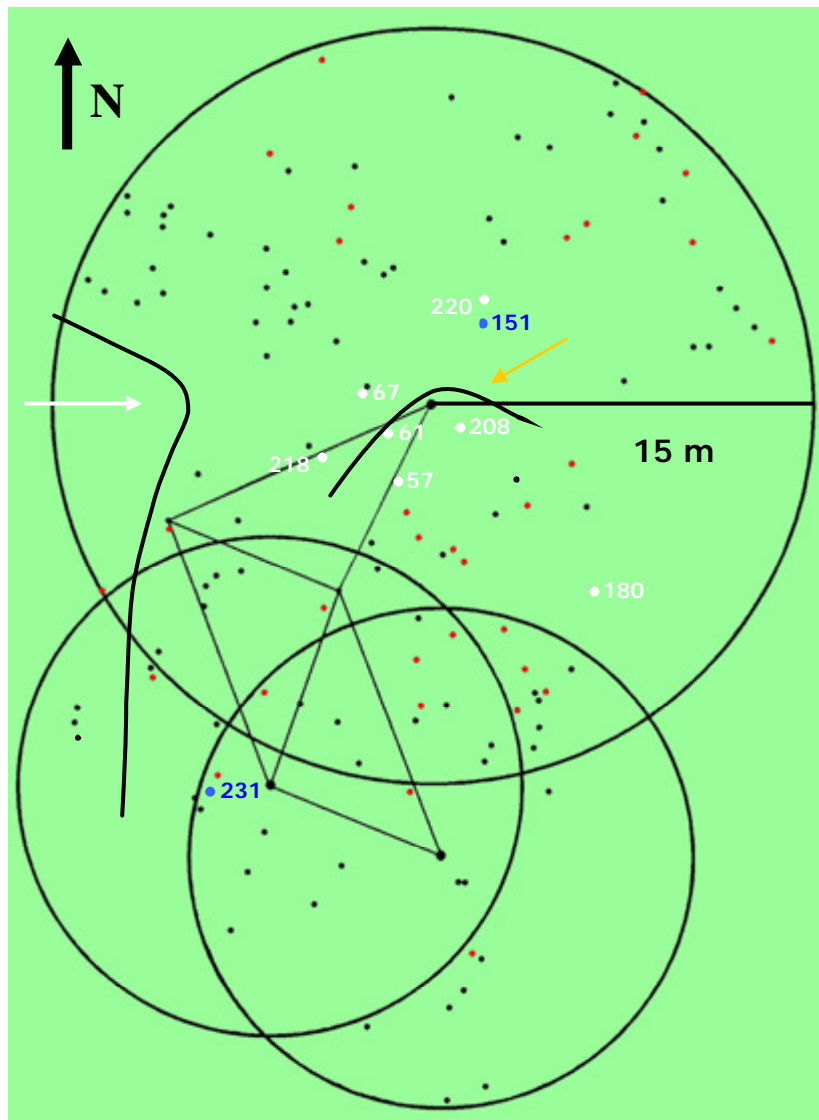


Figura 60. Posición de los ejemplares vivos y muertos localizados después del temporal cuya posición pudo ser comprobada. Los puntos blancos señalan los ejemplares vivos, mientras que los azules los muertos que pudieron ser identificados. Los puntos rojos señalan los ejemplares muertos previamente. La flecha blanca señala la silueta de un escalón de $\sim 1,5$ m de altura que disminuye en importancia hacia el sur. La flecha naranja indica la zona donde la pendiente es algo más pronunciada.

Por otro lado, las fuerzas de rozamiento soportadas por los individuos de la P2 (-6 m), bajo una velocidad del agua de 1,27 m/s, siempre son menores a 9N, excepto en dos casos, con un valor medio de $4,43 \pm 2,93$ (v.s. $20,60 \pm 14,53$ N en la P1). Incluso cuando los valores de la velocidad del agua son tan altos como 1,54 m/s, la fuerza de rozamiento media no supera los $6,25 \pm 4,09$, con un valor máximo de 19,09 N (Tablas 37 y 38).

Tabla 37. Fuerzas de rozamiento soportadas por cada ejemplar de la P2 según la orientación de sus valvas, para cada velocidad del agua considerada. La última fila coloreada representa los valores de la media y la desviación estándar.

	0,14 m/s	0,54 m/s	0,72 m/s	1,27 m/s	1,30 m/s	1,52 m/s
211	0,01	0,15	0,25	0,76	0,79	1,08
214	0,17	1,03	1,69	4,74	4,95	6,64
174	0,03	0,32	0,56	1,66	1,74	2,36
173	0,27	1,63	2,67	7,50	7,83	10,51
13	0,33	1,97	3,24	9,09	9,49	12,73
167	0,04	0,43	0,75	2,23	2,34	3,17
163	0,05	0,48	0,82	2,45	2,56	3,47
6	0,05	0,49	0,84	2,50	2,62	3,55
171	0,06	0,59	1,01	3,02	3,16	4,29
108	0,06	0,59	1,01	3,03	3,17	4,30
190	0,06	0,60	1,02	3,06	3,20	4,34
129	0,49	2,95	4,85	13,62	14,23	19,09
113	0,06	0,62	1,07	3,18	3,33	4,52
210	0,06	0,63	1,09	3,25	3,40	4,61
3	0,07	0,77	1,32	3,94	4,12	5,59
105	0,08	0,79	1,37	4,09	4,28	5,80
128	0,08	0,80	1,38	4,11	4,30	5,83
211	0,09	0,90	1,54	4,61	4,82	6,54
156	0,10	1,07	1,84	5,49	5,75	7,79
35	0,12	1,21	2,08	6,20	6,49	8,81
Media	0,11±0,12	0,90±0,65	1,52±1,05	4,43±2,93	4,63±3,06	6,25±4,09

Tabla 38. Fuerzas de rozamiento soportadas por cada ejemplar de la P1 según la orientación de sus valvas, para cada velocidad del agua considerada. La última fila coloreada representa los valores de la media y la desviación estándar. ID, identificador.

ID	0,05 m/s	0,27 m/s	0,37 m/s	0,72 m/s	1,27 m/s
220	0,01	0,12	0,20	0,71	2,11
202	0,01	0,13	0,23	0,79	2,36
207	0,02	0,14	0,25	0,88	2,62
182	0,49	0,90	1,42	4,30	12,08
223	0,51	0,92	1,45	4,40	12,37
201	0,02	0,16	0,28	0,96	2,88
217	0,02	0,17	0,29	1,02	3,03
208	0,02	0,17	0,29	1,02	3,04
116	0,02	0,18	0,32	1,11	3,31
53	0,59	1,07	1,70	5,14	14,42
164	0,63	1,14	1,80	5,45	15,30
139	0,02	0,20	0,36	1,24	3,69
11	0,02	0,21	0,37	1,27	3,79
229	0,67	1,22	1,93	5,84	16,39
187	0,02	0,21	0,37	1,29	3,86
146	0,68	1,24	1,97	5,96	16,74
224	0,02	0,21	0,38	1,30	3,89
27	0,70	1,27	2,02	6,11	17,16
172	0,71	1,29	2,05	6,19	17,40
141	0,02	0,23	0,41	1,42	4,24
142	0,76	1,37	2,18	6,59	18,50
67	0,79	1,43	2,26	6,85	19,23
104	0,81	1,47	2,32	7,03	19,76
80	0,03	0,26	0,45	1,55	4,64

215	0,03	0,26	0,46	1,61	4,80
145	0,85	1,55	2,46	7,44	20,89
170	0,87	1,58	2,51	7,59	21,31
135	0,03	0,27	0,48	1,66	4,94
178	0,92	1,67	2,64	7,99	22,43
185	1,00	1,82	2,89	8,75	24,56
107	1,02	1,86	2,94	8,90	25,01
132	1,04	1,90	3,01	9,10	25,56
49	1,06	1,92	3,04	9,20	25,85
225	1,08	1,96	3,11	9,42	26,46
144	0,04	0,34	0,59	2,05	6,14
124	1,12	2,04	3,22	9,76	27,40
218	1,13	2,06	3,27	9,89	27,77
77	0,04	0,36	0,64	2,21	6,60
115	1,18	2,15	3,40	10,28	28,88
68	0,04	0,37	0,64	2,22	6,64
110	0,04	0,37	0,66	2,27	6,79
63	0,04	0,38	0,66	2,28	6,81
62	1,22	2,21	3,51	10,62	29,81
123	1,23	2,23	3,54	10,71	30,09
46	1,27	2,32	3,67	11,11	31,19
181	1,27	2,32	3,67	11,11	31,20
136	0,04	0,40	0,70	2,41	7,18
143	1,31	2,38	3,76	11,40	32,01
61	1,33	2,42	3,84	11,61	32,61
28	1,35	2,46	3,89	11,78	33,09
180	1,39	2,54	4,01	12,15	34,13
79	1,40	2,55	4,03	12,21	34,28
73	1,41	2,57	4,06	12,30	34,54
232	0,05	0,45	0,79	2,72	8,13
103	0,05	0,45	0,79	2,75	8,20
38	1,47	2,67	4,23	12,79	35,92
40	1,47	2,67	4,23	12,80	35,94
216	1,47	2,67	4,23	12,82	36,00
47	1,49	2,71	4,30	13,00	36,52
138	0,05	0,46	0,81	2,80	8,37
17	1,51	2,74	4,35	13,16	36,95
118	0,05	0,47	0,83	2,86	8,54
39	1,54	2,80	4,43	13,40	37,64
75	1,55	2,81	4,45	13,47	37,84
162	0,05	0,48	0,84	2,91	8,69
221	1,55	2,82	4,47	13,54	38,02
131	1,57	2,86	4,52	13,70	38,46
148	0,05	0,49	0,85	2,96	8,82
45	0,05	0,49	0,86	2,97	8,87
11	0,05	0,49	0,86	2,98	8,89
140	1,60	2,90	4,59	13,91	39,05
12	0,05	0,49	0,87	3,00	8,97
76	0,05	0,50	0,87	3,00	8,97
150	1,61	2,93	4,64	14,05	39,47
20	1,63	2,96	4,68	14,18	39,83
30	0,05	0,50	0,88	3,06	9,14
175	0,05	0,51	0,89	3,08	9,20
134	0,05	0,51	0,90	3,10	9,26
54	0,05	0,51	0,90	3,11	9,27
31	1,66	3,02	4,78	14,49	40,68
65	1,67	3,04	4,81	14,57	40,91
120	0,06	0,53	0,92	3,19	9,52
151	1,72	3,13	4,96	15,02	42,18
71	0,06	0,53	0,94	3,24	9,68
15	1,80	3,27	5,17	15,66	43,98

157	0,06	0,56	0,97	3,37	10,06
57	1,83	3,33	5,27	15,96	44,83
69	1,86	3,38	5,36	16,21	45,54
233	1,88	3,41	5,40	16,34	45,89
14	0,06	0,58	1,03	3,55	10,60
55	0,06	0,59	1,04	3,59	10,73
36	0,06	0,59	1,04	3,61	10,76
66	1,93	3,51	5,56	16,82	47,24
222	1,93	3,50	5,55	16,80	47,17
42	1,95	3,54	5,61	16,98	47,69
179	0,06	0,60	1,06	3,66	10,93
186	0,06	0,61	1,07	3,69	11,02
231	0,06	0,61	1,07	3,70	11,05
111	1,99	3,61	5,72	17,33	48,66
18	2,03	3,69	5,84	17,67	49,62
22	0,07	0,65	1,14	3,96	11,82
60	0,07	0,66	1,16	4,00	11,94
125	0,07	0,68	1,19	4,13	12,32
Media	0,72±0,70	1,47±1,13	2,35±1,77	7,26±5,23	20,60±14,53

Por lo tanto, los individuos de la P2 (-6 m) estaban mucho más preparados para soportar los efectos del temporal y los tamaños y posiciones de los individuos ya habían sido seleccionados anteriormente por debajo del nivel del primer umbral (9 N). Las alturas significantes del oleaje con orientación sur, capaces de producir velocidades del agua de hasta 1,27 m/s a 6 m de profundidad, ocurren mucho más a menudo que aquellas capaces de producir la misma velocidad del agua a 13 m de profundidad. A partir de los datos del modelo WANA, se puede observar como, en los años previos al temporal, velocidades del agua de 1,27 m/s e incluso mayores, ocurrieron durante diferentes periodos al menos en 14 días distintos, de lo que se puede deducir que los ejemplares más grandes que podrían estar situados a -6 m no han debido poder soportar el estrés del oleaje producido con anterioridad en la zona (Tabla 39).

Tabla 39. Periodos en los cuales se han producido olas de dirección ~SSE-SSO capaces de generar velocidades del agua entre 1,27 y 1,54 m/s a 6 m de profundidad en los seis años anteriores al temporal de octubre 2003. Hs, altura significativa. Tp, periodo de pico.

Año	Mes	Día	Hora	Hs	Tp	Dirección
1996	1	21	15	2,1	6,9	163
1996	11	11	12	2,1	6,9	203
1996	11	11	15	2,1	6,9	202
1996	11	11	21	2,1	7,6	203
1996	5	18	15	2,2	6,3	200
1997	11	6	0	2,1	6,3	190
1997	11	6	3	2,3	6,9	186
1997	11	6	6	2,4	7,6	199
1997	11	6	9	2,6	8,4	202
1999	10	20	21	2,5	7,6	199
2000	4	3	12	2,2	7,6	199
2000	4	14	15	2,3	6,9	191
2000	4	3	15	2,4	8,4	197
2000	12	24	18	2,4	6,9	199
2000	4	3	18	2,5	9,2	201

2000	11	6	12	2,6	11,2	187
2000	11	6	6	2,8	6,9	200
2000	11	6	9	3,4	10,2	191
2001	9	19	9	2,2	7,6	120
2001	2	7	21	2,4	7,6	191
2002	6	6	21	2,2	6,9	199
2002	6	7	21	2,2	5,7	196
2002	12	27	21	2,2	8,4	197
2002	2	6	3	2,6	7,6	202
2002	11	14	18	2,6	6,3	196
2002	11	21	15	2,7	8,4	200
2002	11	14	21	3,1	8,4	191
2003	10	31	6	2,1	6,9	209
2003	10	31	18	2,5	10,2	196
2003	10	31	9	2,7	10,2	201
2003	10	31	12	3,4	10,2	199
2003	10	31	15	3,7	10,2	199

La importante reducción de las fuerzas de rozamiento observadas en la P2 (-6 m), en comparación con aquellas de la P1 (-13 m) durante el temporal, incluso a velocidades del agua de 1,52 m/s, indica que los ejemplares supervivientes a 6 m de profundidad estaban seleccionados hacia tallas todavía menores que aquellas esperadas a partir de los cálculos de las fuerzas de rozamiento máximas. Un caso similar se observa también en los organismos que habitan en la zona de rompientes, donde los tamaños suelen ser menores que los predichos por los modelos de riesgo de arrancamiento (Denny, 1999). Los efectos de niveles crónicos de hidrodinamismo de baja intensidad en la estructura de la comunidad han sido discutidos por Siddon y Witman (2003). Aunque estos autores han trabajado con especies de desplazamiento lento, como el erizo de mar *Strongylocentrotus droebachiensis* y la estrella *Asterias forbesi*, sus resultados muestran un ejemplo de la importancia del estrés por debajo de los límites de arrancamiento en la ecología de las especies que lo soportan. No se puede descartar que en otros organismos, como en *Pinna nobilis*, diferentes causas con un fundamento biológico, sean las responsables de la reducción de los tamaños por debajo del umbral impuesto por las fuerzas de rozamiento máximas.

En definitiva, los valores de arrancamiento de los ejemplares de la P1 (-13 m) muertos durante el temporal, así como las diferencias en las fuerzas de rozamiento medias para cada altura de ola, indican que el umbral general de fuerzas de rozamiento que pueden soportar los ejemplares de *P. nobilis* debe localizarse alrededor de los 9 N para fuerzas de rozamiento que se produzcan como consecuencia de velocidades del agua que ocurran una o más veces al año y alrededor de 45 N para las fuerzas máximas de arrancamiento producidas durante eventos puntuales, como los producidos por una fuerte tormenta o, por ejemplo, durante el ataque de un pulpo. Por lo tanto, ante la necesidad de transplante de individuos, además de asegurar el correcto funcionamiento del sistema de fijación al fondo, es aconsejable ajustar las posiciones, tamaños y nivel de enterramiento de los ejemplares con respecto a la profundidad y las

características hidrodinámicas del hábitat receptor, para garantizar que los valores de rozamiento sobre la concha producidos por el oleaje se encuentren dentro de los límites anteriormente indicados.

Para mejorar la precisión de las estimas de los valores críticos de rozamiento en futuras campañas, sería necesario conocer los valores exactos de la velocidad y dirección del agua en las proximidades de los ejemplares, en combinación con datos precisos de la superficie expuesta de la concha de los individuos, calculada a partir de las proyecciones en un plano de su superficie respecto a la dirección del agua, como se ha realizado en individuos de poblaciones de *Atrina rigida* (Green et al., 1998; Nikora, et al., 2002), y conocer de forma precisa las características de la microtopografía de la pradera. Además, la comparación entre ejemplares que habitan zonas expuestas y protegidas puede ayudar a entender detalladamente las implicaciones ecológicas del estrés del oleaje en los individuos de esta especie. Otro aspecto fundamental es el estudio de los efectos de atenuación del hidrodinamismo producido por las praderas de *Posidonia oceanica*, puesto que produce un incremento en el tamaño óptimo de supervivencia de *Pinna nobilis* en una cota de profundidad determinada, lo que por otra parte supone otra ventaja más de las praderas de *P. oceanica* como hábitat para *P. nobilis*.

3.3.6 Consideraciones sobre la estructura poblacional de *Pinna nobilis* a partir del análisis conjunto de sus características demográficas y de los efectos del hidrodinamismo sobre los individuos.

La estructura de la población de *Pinna nobilis* en la bahía de Moraira sigue una pauta similar a la observada anteriormente en otras poblaciones localizadas en el Mar Adriático (Zavodnik, 1967), en las costas francesas (Vicente et al., 1980; Moreteau y Vicente, 1982; Vicente, 1990; Vicente y Moreteau, 1991; Butler et al., 1993) y en las costas españolas (Barberá et al., 1996; Templado, 2001), ya que presenta una segregación de tamaños relacionada con la profundidad, una distribución contagiosa a la escala de la bahía y una orientación preferente de las valvas en algunas zonas (García-March, et al., (a), *en prensa*). No obstante, los datos de mortalidad, distribución espacial a pequeña escala, desplazamiento de los individuos y crecimiento, permiten completar una visión general de la estructura de la población, donde causas y efectos pueden ser relacionados, excepto para algunas características ecológicas particulares, cuyo estudio cae fuera de los objetivos del presente proyecto y que deberán ser tratadas en futuros estudios, como por ejemplo algunos aspectos relacionados con el reclutamiento de la especie.

La observación de individuos jóvenes tanto en cotas superficiales (-6 m) como profundas (-13 m), prueba que las larvas se implantan a lo largo de todo el rango de profundidades, tal y como supusieron Combelles et al. (1986) en la población de *Pinna nobilis* de Port Cros, después de observar también individuos juveniles implantados en las cotas profundas. Dejando a un lado el corto periodo de tiempo después de la implantación de las larvas, cuyas

características son desconocidas hasta la fecha y durante el cual algún grado de desplazamiento y reorientación podrían ser perfectamente posibles, tanto por desplazamientos arrastrándose por el fondo, como dejándose llevar por las corrientes gracias a los filamentos del biso (*byssus drifting*), como ocurre en juveniles de numerosas especies de bivalvos (ver por ejemplo Armonies, 1996; Baker y Mann, 1997; Roegner, 1995 y Wang y Xu, 1997), el experimento de desplazamiento ha mostrado que una vez que un ejemplar joven es suficientemente grande como para ser detectado en las exploraciones del fondo, permanece en la misma posición hasta su muerte. Las posibilidades de desplazamiento mediante filamentos del biso han sido consideradas y son discutidas profundamente en el apartado 3.4.1, aunque se puede adelantar que se trata de un órgano muy especializado para la sujeción al fondo y no para el desplazamiento. Por lo tanto, la posibilidad de que el desplazamiento sea la causa de la estructura de la población de la especie ha sido completamente descartada en la población de Moraira. Además, tal y como indican los resultados del experimento de distribución espacial, el proceso de selección del lugar de implantación final por parte de las larvas debería ser un evento aleatorio, donde ni la proximidad ni la distancia a coespecíficos debería influir en la selección del sustrato de fijación.

Tras la implantación, las ecuaciones de crecimiento de Von Bertalanffy indican que los ejemplares se desarrollan rápidamente hasta a alcanzar un tamaño total de entre 20 a 30 cm en 4-5 años. Los ejemplares que habitan en zonas superficiales alcanzan este tamaño un poco antes, pero sufren un drástico freno en su crecimiento que limita sus tamaños máximos alrededor de los 37 cm. Richardson et al. (1999) observaron diferencias considerables en las velocidades de crecimiento y en los tamaños máximos alcanzados por los individuos de cuatro poblaciones de *P. nobilis* estudiadas en Almería (sureste Ibérico). Aunque estos autores no consideraron este aspecto en profundidad, sus datos publicados muestran que los individuos de Rodalquilar, cuya población habitaba la zona más superficial (<5m de profundidad), también mostraron el menor tamaño máximo (< 35 cm), el menor valor de L_{max} (45,7 cm) y el mayor valor de K (0,28), en la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy. Por lo tanto, aunque los resultados de las ecuaciones de crecimiento realizadas mediante los métodos utilizados por los autores precedentes deben ser tratados con cautela, aspecto que se tratará en detalle en el apartado 3.6, y serían necesarios más muestreos en distintas poblaciones para evaluar la frecuencia de estas diferencias de crecimiento dependientes de la profundidad, las similitudes entre los resultados del presente estudio y el realizado por Richardson et al. (1999), indican que se puede tratar de una característica propia de la ecología de esta especie y no un hecho aislado en la ensenada de Moraira.

No se conocen con exactitud las causas de este freno en el crecimiento en las poblaciones que habitan cotas superficiales (P2), aunque se han demostrado los efectos de la profundidad, la energía de las olas en el Piso Mesolitoral, la temperatura y la presencia de depredadores sobre la forma de la concha en otras especies de moluscos bivalvos (Seed, 1980). Además, Palumbi

(1986) y Blanchette (1997) han demostrado la existencia de diferencias en los tamaños y morfología dependientes de la energía del oleaje, pero no causadas por la mortalidad de los individuos en la esponja *Halichondria panicea* y el alga *Fucus gardneri*, mientras que Denny (1999) también ha sugerido la posible contribución de algunos factores biológicos en la limitación de los tamaños máximos en organismos que viven en zonas azotadas por el oleaje.

En el caso de *Pinna nobilis*, Butler et al. (1993), indicaron que esta especie está ausente de áreas con severas perturbaciones del sedimento. De acuerdo con Hipeau-Jacquotte (1972) es posible que una porción de la fuente de alimento de la familia Pinnidae provenga de microorganismos bentónicos que son resuspendidos por la acción del oleaje y, por lo tanto, un cierto grado de interferencia del sedimento puede ser beneficiosa para los individuos de *P. nobilis*. Sin embargo, altos niveles de material resuspendido, tanto en forma de materia orgánica particulada (MOP), como de granos de arena, mucho más comunes en zonas superficiales donde habita la P2, podrían afectar negativamente en la supervivencia de los individuos. El exceso de partículas en suspensión hace necesario que las branquias y los palpos labiales descarten los excesos de flujos mucosos de alimento, como se ha descrito para diversos moluscos bivalvos (Foster-Smith, 1978). Por otra parte, las partículas de arena tienen efectos abrasivos sobre las branquias y pueden colmatar la cavidad paleal. En este sentido, Cheung y Shin (*en prensa*) han demostrado que concentraciones altas en el agua de partículas de tamaño entre 63 y 500 μ , pueden producir lesiones importantes en los cilios frontales de *Perna perna*. Estos autores han sugerido que las lesiones pueden reducir la capacidad de respiración y de alimentación de los individuos y, por lo tanto, afectar al crecimiento de los mismos.

De hecho, las poblaciones más densas de *Pinna nobilis* se localizan en zonas abrigadas, como la laguna de Diana, con hasta 6 individuos/m² y el golfo de Geras, con hasta 5 individuos/m² (De Gaulejac y Vicente, 1990; Catsiki y Catsileri, 1992), donde la combinación de bajo estrés mecánico, bajos niveles de resuspensión de partículas y altos niveles de entrada de alimento, pueden ser esenciales para una muy óptima supervivencia de los individuos. En cualquier caso, la limitación de los tamaños máximos en las zonas superficiales también contribuye a la supervivencia de la población en estas zonas, puesto que incrementa el tiempo necesario para que los individuos alcancen el tamaño crítico a partir del cual las fuerzas de rozamiento producidas por el oleaje están por encima de los umbrales de supervivencia, extendiendo de esta forma la esperanza de vida de los ejemplares implantados en cotas superficiales y, por lo tanto, incrementando sus posibilidades de reproducción antes de morir.

Los datos de mortalidad muestran que este grupo de individuos de pequeño tamaño (\approx 30 cm) está sometido a una fuerte presión selectiva en todas las cotas de profundidad y muchos de ellos mueren antes de alcanzar tamaños mayores, como demuestran los altos valores de *z* en ambas poblaciones. Sin embargo, el destino de los supervivientes cuyo tamaño es superior a los \sim 30 cm es drásticamente distinto en cada zona.

En la P1 (-13 m), los individuos entre 31-45 cm tienen el mínimo valor de z de ambas poblaciones y de todos los grupos de tamaño, estando por lo tanto en una zona óptima para su supervivencia. No obstante, los ejemplares de este grupo de tamaños en la P2, que representan las tallas más grandes a 6 m de profundidad, poseen un valor de z muy alto en comparación (0,05 frente 0,25, respectivamente) (ver Tabla 30), lo que implica que son fuertemente diezmados. Estas observaciones coinciden con la idea sugerida por Combelles et al. (1986) de que algún factor, con un origen antrópico o natural, podría estar condicionando la supervivencia de los ejemplares más grandes en las zonas superficiales. Es muy improbable que la extracción de ejemplares grandes en la P2 sea la causa de la mortalidad de los adultos, ya que la zona está suficientemente lejos de la costa, los individuos están muy escondidos entre las hojas de *Posidonia oceanica* y los buceadores amateurs escasas veces se acercan por la zona donde se encuentra el área experimental, que aparentemente no ofrece ningún atractivo.

Sin embargo, los estudios de las fuerzas de rozamiento ejercidas sobre la concha por el oleaje muestran que los individuos situados en cotas superficiales (P2, 6 m de profundidad) están sujetos a mayores fuerzas de rozamiento que aquellos que habitan cotas más profundas (P1, 13 m de profundidad) y que, además, la posición lateral de las valvas supone un incremento en las fuerzas de rozamiento de más de tres veces respecto a la posición dorso-ventral. De acuerdo con el índice de exposición al oleaje de Thomas (1982), los ejemplares orientados en dirección E-O en la bahía de Moraira están sufriendo mucho mayor estrés hidrodinámico que aquellos orientados N-S. De hecho, la orientación preferente en la zona superficial, donde las velocidades del agua son mayores, es N-S. De nuevo, estos resultados coinciden con las observaciones de Combelles et al. (1986), ya que la orientación preferente N-S coincide con la pendiente general del fondo. Sin embargo, el hecho de que la orientación de las valvas coincida con la pendiente del fondo no significa que la mortalidad de los individuos sea consecuencia de una orientación incorrecta de las valvas respecto a corrientes cercanas al fondo que traen alimento en la bahía de Moraira. Por el contrario, todo indica que en las zonas superficiales los tamaños totales y la posición de la concha están fuertemente controlados por el hidrodinamismo, tanto por la muerte de los ejemplares más grandes y mal orientados, como por algún tipo de limitación endógena de los tamaños máximos que pueden alcanzar los individuos, como se ha comentado anteriormente.

Además, las tormentas más fuertes, producidas en ciclos de 22 años aproximadamente de acuerdo con los ciclos climáticos del Mediterráneo occidental (Duarte et al. 1999a), juegan un papel esencial en la regulación de la estructura de la población de esta especie, puesto que producen un descenso cíclico en la densidad de individuos como consecuencia del incremento puntual de la mortalidad de ejemplares grandes y, lo que es más importante, reducen drásticamente la edad media de la población, matando probablemente muchos individuos adultos antes de que alcancen su edad máxima potencial.

Por otra parte, un aspecto que también debe tenerse en cuenta es la irregularidad de la mata de *Posidonia oceanica*, con muchos canales y escalones, que pueden alterar la velocidad y dirección del oleaje en algunas zonas (Granata, 2001). Algunos individuos pueden aprovecharse de estos nichos, creciendo por encima del tamaño teóricamente óptimo en una profundidad determinada o con una orientación teóricamente incorrecta. De hecho, en la ensenada de Moraira se observan de vez en cuando ejemplares de gran tamaño en cotas superficiales, situados en zonas aparentemente abrigadas.

Finalmente, completando la visión general de la estructura de la población en la ensenada de Moraira, se observa como los tamaños medios y el número de individuos se incrementan gradualmente con el aumento de la profundidad a lo largo de toda la bahía como consecuencia de la reducción del estrés hidrodinámico, que disminuye proporcionalmente la presión sobre los individuos de la población. Esta reducción general del estrés hidrodinámico con el aumento de la profundidad no influye sobre la distribución espacial a pequeña escala, ya que ocurre a una escala mucho mayor, afectando de forma similar a todos los individuos localizados en una misma área y cota de profundidad, excepto a aquellos situados en nichos óptimos como se ha indicado anteriormente, por lo que la distribución entre los individuos sigue siendo aleatoria. Además, a altas velocidades del agua las diferencias en las fuerzas de rozamiento entre las posiciones de las valvas son más importantes que a bajas velocidades, dado que sólo cuando se alcanza un determinado valor de velocidad del agua para cada superficie expuesta de la concha, los valores de las fuerzas de rozamiento superan el umbral mínimo y los procesos de selección de tamaño y orientación se ponen en marcha. Por lo tanto, en cotas más profundas, donde las velocidades del agua son más bajas, los procesos de selección de orientación de las valvas son menos importantes y, por ello, no se observan las mismas diferencias significativas en la posición de las valvas de los individuos de la P1 (-13 m) que en los de la P2 (-6 m). Por la misma razón, en poblaciones de *Pinna nobilis* que habiten zonas sin cobertura de *Posidonia oceanica*, la orientación preferente de la concha será más común en cotas más profundas, debido a la falta de atenuación de la velocidad del oleaje producido por las hojas de *Posidonia* al nivel del fondo.

En definitiva, esta estructura general de la población produce la falsa impresión de que los individuos juveniles se implantan en cotas superficiales y luego se desplazan hacia otras más profundas según van creciendo. La existencia de individuos enanos en cotas superficiales contribuye a esta apreciación.

Desde un punto de vista ecológico, a los factores ya conocidos que influyen en la supervivencia de los individuos de esta especie, como son la necesidad de cierta resuspensión del biodetritus depositado en el fondo que puede ser utilizado como alimento (Hipeau-Jacquotte, 1972; Butler et al., 1993), la buena calidad del agua (Butler et al., 1993) y la existencia de un sustrato de fijación apropiado (Vicente, 1990), debe añadirse los efectos del estrés

hidrodinámico en la estructura de las poblaciones, sobre todo en el tamaño, densidad de individuos y orientación de las valvas.

Bajo un punto de vista práctico, las diferencias observadas en el crecimiento de los individuos en cada cota de profundidad significan que las distribuciones de tamaño-edad de poblaciones localizadas en diferentes profundidades no se pueden comparar aunque se encuentren en la misma pradera, ya que cuanto mayor sea la diferencia batimétrica, mayor será la posibilidad de confundir individuos adultos de cotas superficiales con juveniles de las cotas más profundas, pudiendo llegar a producir errores muy importantes en las estimas de edad a partir del valor del tamaño total de la concha. Además, cuanto más expuesta sea la zona, más importantes serán estas diferencias.

3.4 Estudio morfoanatómico del sistema de fijación.

3.4.1 Morfología general del bisco de *Pinna nobilis*.

En la Figura 61 se representan esquemáticamente los complejos del bisco de *Pinna nobilis* y *Mytilus edulis*, donde se puede ver como las diferencias entre ambos complejos son evidentes desde la primera observación macroscópica. En *P. nobilis* los filamentos sobresalen masivamente del animal sin estar unidos al tronco característico de los mytilidos. Además, los filamentos son mucho más numerosos y finos, presentan una apariencia sedosa y su longitud es mucho mayor. Se considera que los filamentos de *Pinna nobilis* y el tronco de *Mytilus* son equivalentes en términos de su origen glandular y composición (PRICÉ, 1983).

Asimismo, la estructura interna también muestra importantes diferencias, puesto que *Pinna nobilis* carece de la raíz, estructura que une el bisco de *Mytilus edulis* al cuerpo, y los filamentos se encuentran directamente embebidos en el tejido de los músculos retractores posteriores del pie.

Un individuo adulto de *Pinna nobilis* posee entre 20.000 y 30.000 filamentos unidos al sustrato, mientras que *Mytilus edulis* sólo posee unos 50. A parte de la placa de adhesión y del anillo de unión al tronco, en el mejillón cada filamento consta de dos zonas, una rugosa proximal de 20 mm de longitud x 0,1-0,3 mm de diámetro y otra fina distal de 30 mm x 0,05-0,1 mm (Smeathers y Vincent, 1979). La zona rugosa es aproximadamente el doble de extensible que la lisa, mientras que la zona lisa es aproximadamente el doble de fuerte (Bell y Gosline, 1996). Por el contrario, la observación mediante el Microscopio Electrónico Ambiental de Barrido (MEAB), pone de manifiesto que en *P. nobilis* existen dos tipos de filamentos, ambos con sección ovalada y superficie lisa. Los gruesos, con una longitud de unos 100-150 mm x 0,04 mm de sección, y los finos, con una longitud de 50-100 mm x 0,01-0,02 mm de sección. En la actualidad se desconoce las características de fuerza y elasticidad de estos filamentos en *P. nobilis*.

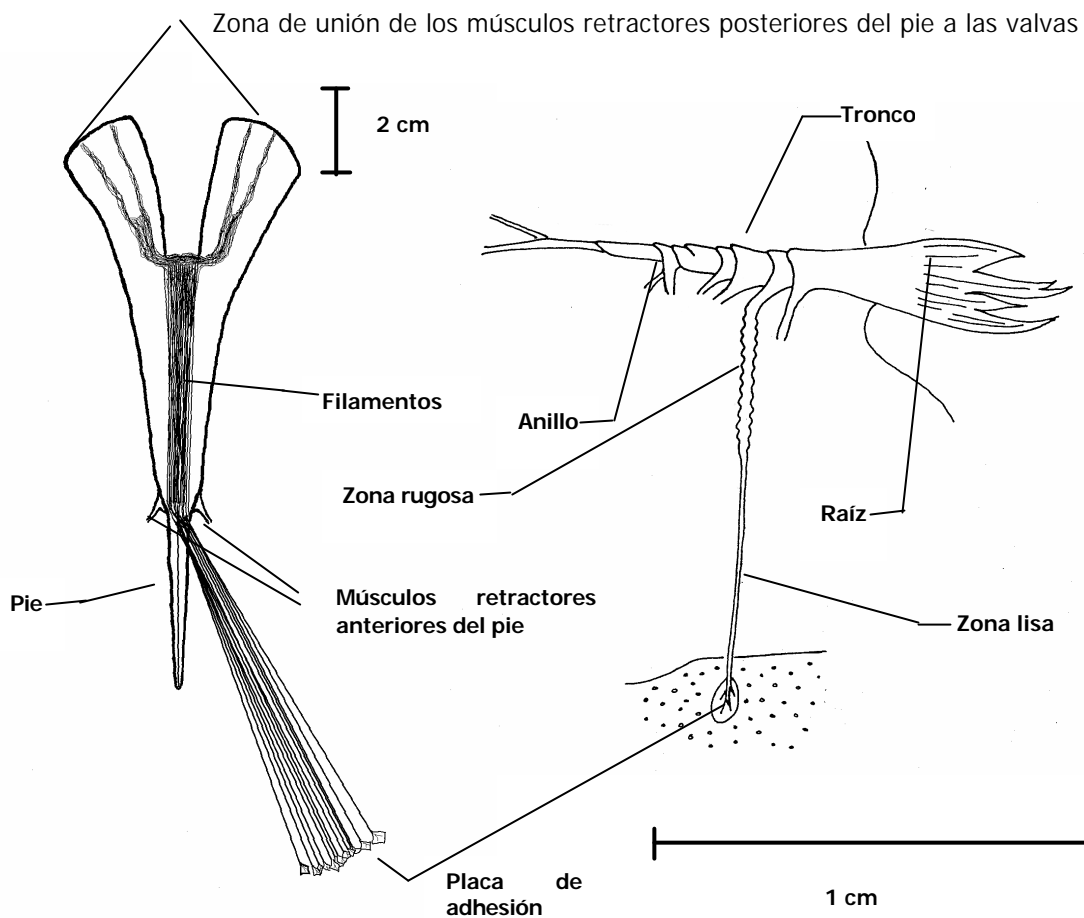


Figura 61. Comparación de los complejos del biso de *Pinna nobilis* (izquierda) y *Mytilus edulis* (derecha). La figura del complejo de *Mytilus* ha sido modificada de Smeathers y Vincent (1979)

La relación que existe entre estos dos tipos de filamentos supone una de las características más peculiares del biso de *P. nobilis*, puesto que cada uno de los filamentos gruesos está formado por la unión de 4 de los filamentos finos (Figura 62). Mediante el estudio con el MEAB de la zona de unión de los filamentos entre sí, se ha podido observar como los filamentos finos se fusionan por medio de suturas (Figuras 63 y 64), de forma que dos de ellos se unen lateralmente (F1 y F2), formando un hueco donde se acoplan los otros dos filamentos que se fusionan entre sí longitudinalmente (F3 y F4). En la mayoría de los casos, uno de los cuatro filamentos (F3) queda en el interior formando un núcleo que es rodeado por los otros tres.

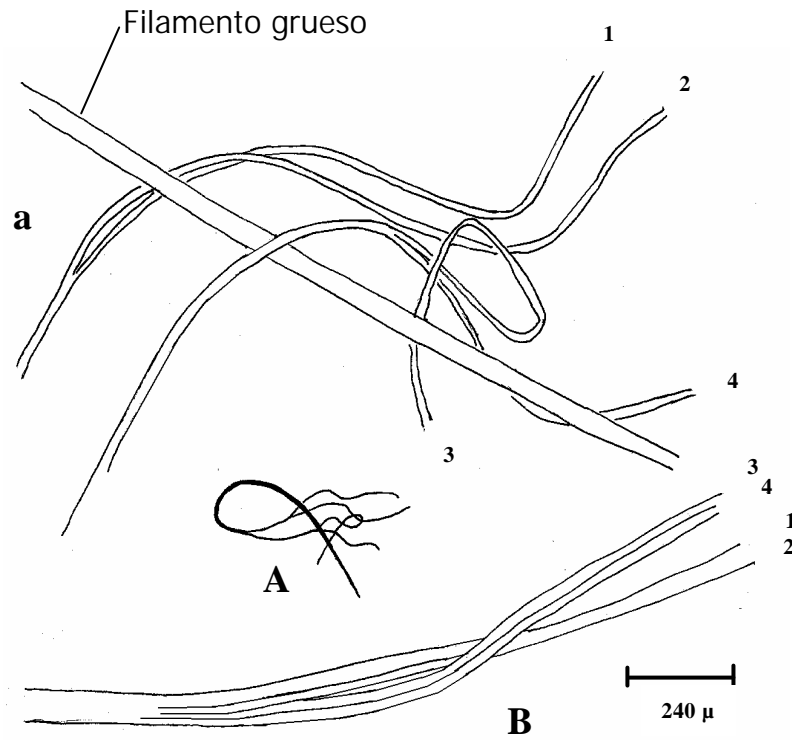


Figura 62. A. esquema general del filamento. a. primera zona de unión de los filamentos finos. B, zona de formación del filamento grueso. 1, 2, 3 y 4, filamentos finos. Dibujo hecho con cámara clara.

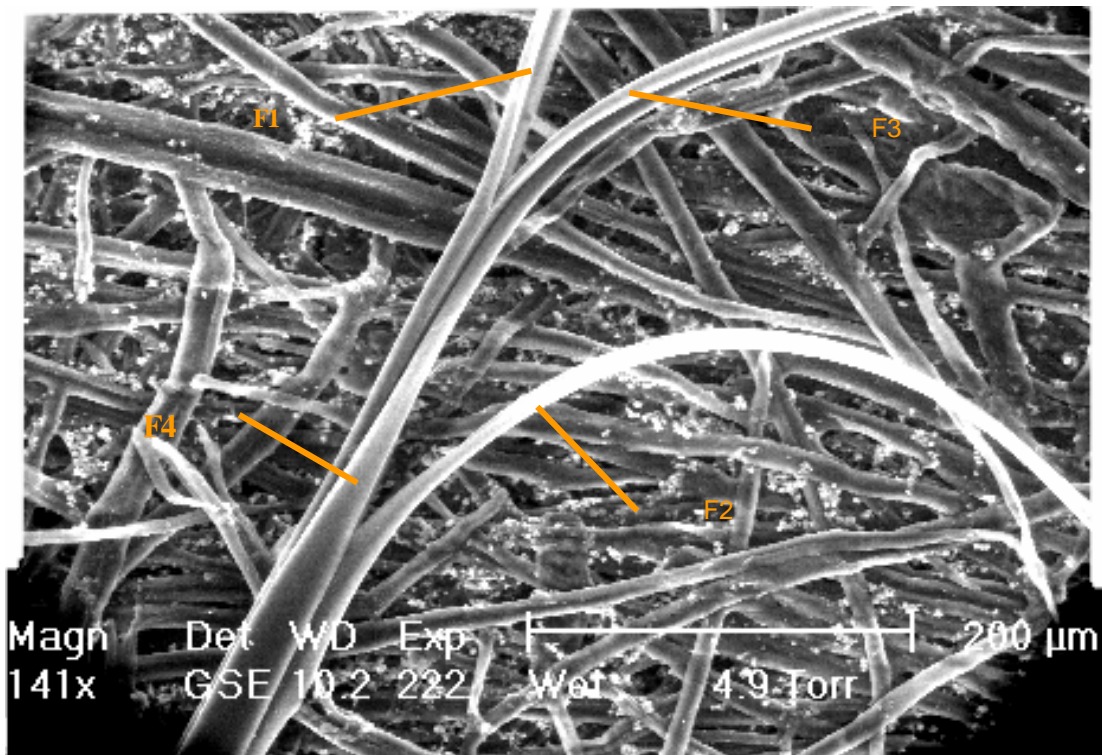


Figura 63. Unión de filamentos finos para formar el grueso. Los filamentos 1, 2 y 4, rodean al filamento 3 que actúa como núcleo de la estructura. Se puede observar cómo el filamento 3 se encaja en una sutura del Filamento 1.

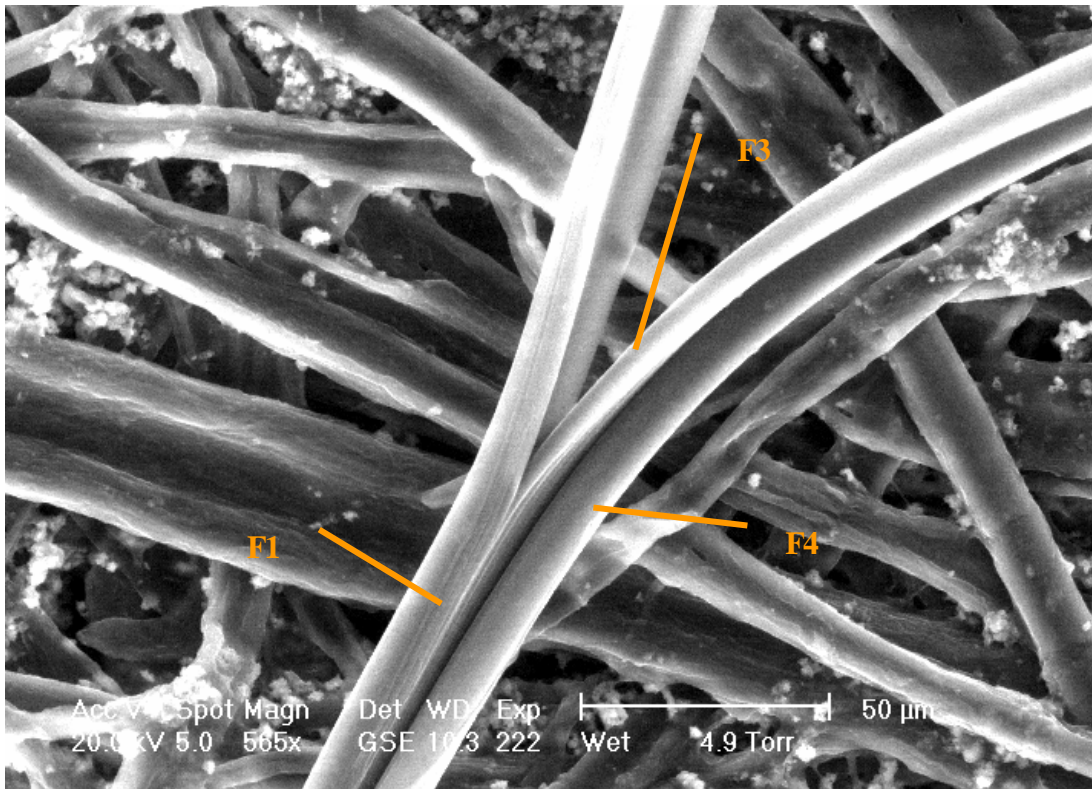


Figura 64.- Detalle de una sutura de unión entre filamentos finos.

A partir del estudio morfoanatómico del complejo del biso de *P. nobilis*, se han podido distinguir tres sectores en relación con los tipos de filamento que se pueden encontrar en ellos (Figura 65). El **Sector 1** corresponde a la zona donde sólo se observan filamentos gruesos y abarca desde la placa de adhesión situada en el sustrato hasta aproximadamente dos centímetros antes del orificio del biso. En esta zona los filamentos se encuentran en contacto directo con el medio en la mayoría de su extensión. El **Sector 2** es una zona de interfase y en ella se pueden encontrar tanto filamentos finos como gruesos, en muchos casos fusionándose los primeros para formar los segundos. Abarca desde el final del sector anterior hasta el último tercio de los músculos retractores posteriores del pie, que es la zona donde estos músculos se separan generando un espacio ocupado por un codo del intestino, antes de que cada músculo se fije en la valva correspondiente. En el **Sector 3**, sólo se observan filamentos finos y se localiza desde el punto de separación de los músculos retractores hasta el final de los mismos, en la zona de fijación a las valvas.

La mayoría de filamentos son separados por 8 lamelas situadas tras el orificio del biso, que ocupan una posición simétrica 4 frente a 4 (Figura 65 Corte 1) y agrupan los filamentos en el interior de los músculos retractores del pie en 4 paquetes. Las paredes de estos 4 paquetes son sinuosas y arrugadas de forma que los filamentos están plegados en su interior como los fuelles de un acordeón. El músculo recorre íntimamente estos pliegues sujetando de esta forma los paquetes de filamentos (**Figura 65 D**). El plegamiento de los

filamentos en los paquetes permite probablemente aumentar la sujeción de estos al animal. Además, la contracción de los músculos retractores puede tensar los filamentos en los momentos en los que el animal pueda necesitar una mayor fijación al fondo, como durante el ataque de un pulpo o durante los periodos de gran estrés hidrodinámico. Por otra parte, existe un quinto paquete de filamentos que no se encuentran embebidos en los músculos retractores, situados en posición ventral en la zona más alejada de la glándula del biso, lo que indica que se trata de los filamentos más viejos.

Los primeros cuatro paquetes están formados únicamente por filamentos finos, discurren emparejados por el interior de cada músculo retractor y en ellos los filamentos están totalmente empaquetados y recubiertos por tejido conectivo que los mantiene aglutinados. El quinto paquete carece de tejido conectivo que aglutine a los filamentos y, a diferencia del resto de paquetes, en él se pueden observar los dos tipos de filamentos. Paulatinamente, según se va ensanchando el espacio entre los dos músculos retractores hacia la parte posterior, éste es ocupado cada vez por menos filamentos gruesos (**Figura 65 Corte 2**). El quinto paquete desaparece en el límite entre los **Sectores 2 y 3**, lugar donde ya no se observan filamentos gruesos y todos los filamentos finos pasan a estar incluidos dentro de uno de los otros 4 paquetes que recorren el interior de los músculos retractores. Aquí, se puede observar como cada uno de los 4 filamentos finos que forman un filamento grueso es incluido independientemente en uno de los 4 paquetes, de manera que cada filamento grueso tiene 4 puntos de sujeción distintos en los músculos retractores posteriores, dos en el derecho y dos en el izquierdo (**Figura 65 A**).

La forma de unión de los filamentos al cuerpo en *Pinna nobilis* es considerablemente distinta a la observada en *Mytilus edulis*, ya que no existe raíz. Sin embargo, el plegado de los filamentos finos a lo largo de toda la extensión de los músculos retractores posteriores del pie, en cada uno de los paquetes mencionados anteriormente, supone 4 puntos de sujeción de estructura análoga a la raíz de *M. edulis*. Es posible que el estrés de la tensión pueda ser repartido por igual en cada paquete, independientemente de la dirección de esta, o que el plegado permita la reducción de las posibles lesiones ante grandes tensiones, gracias al aumento de longitud de los filamentos al desplegarse ligeramente. Sin embargo, por el momento se desconocen las características mecánicas de esta forma de sujeción de los filamentos al cuerpo del molusco (tensión y fuerza que puede resistir cada paquete, elasticidad, etc.) y serán necesarios futuros estudios para poder profundizar en este aspecto.

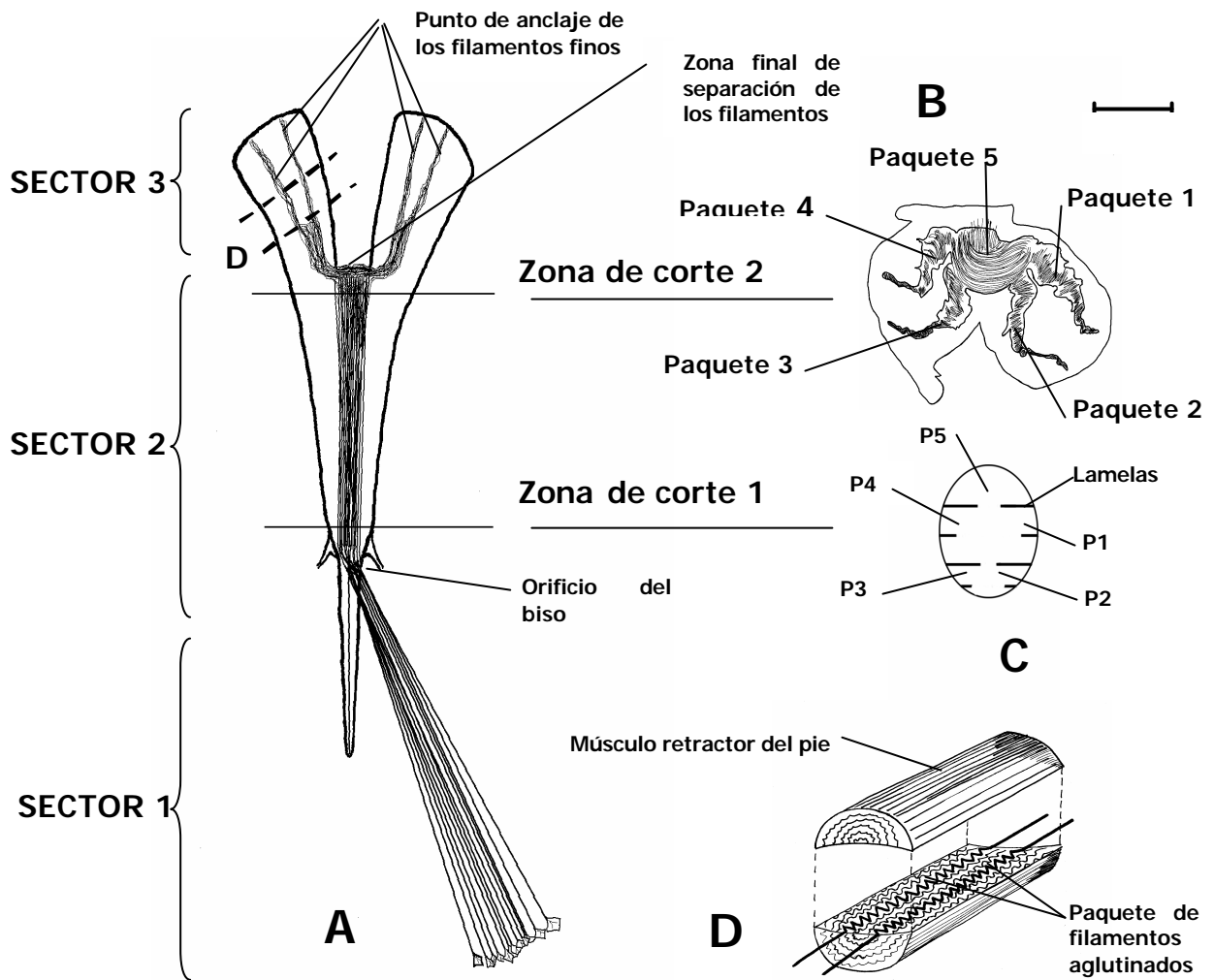


Figura 65. Complejo del biso de *Pinna nobilis*, vista ventral. A, esquema general. B y C, cortes transversales del músculo retractor posterior. D, corte longitudinal del músculo retractor del pie: esquema de como los paquetes de filamentos finos recorren el músculo retractor por el interior. P1, P2, P3, P4 y P5, paquetes de filamentos delimitados por las lamelas.

3.4.2 Fijación de los filamentos al sustrato.

Al igual que ocurre en *M. edulis*, la fijación se realiza mediante las placas de adhesión. En *P. nobilis*, estas tienen forma de punta de flecha y miden entre 0,2 y 0,5 mm (Figuras 66 y 67).

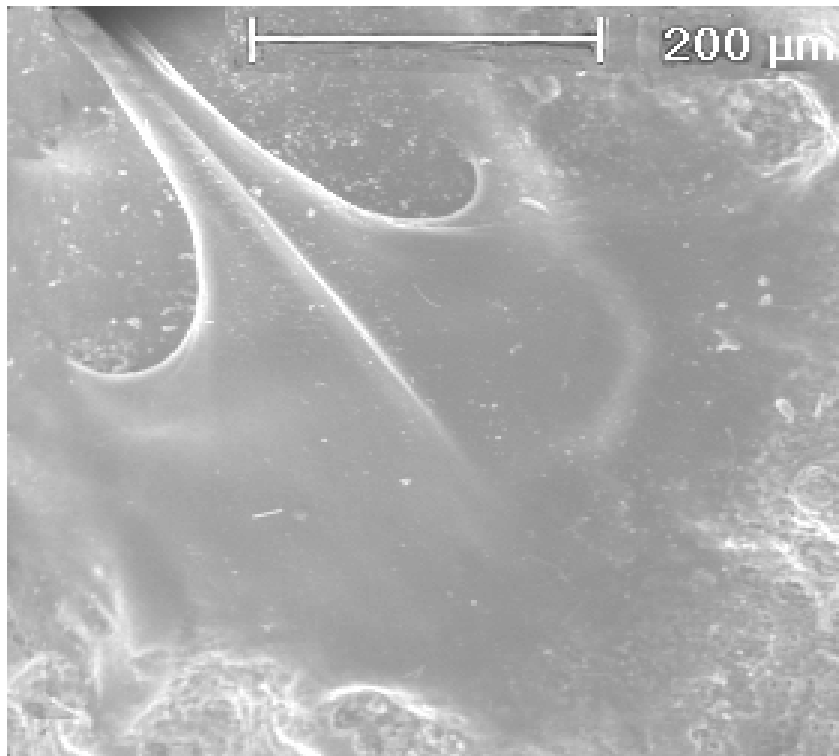
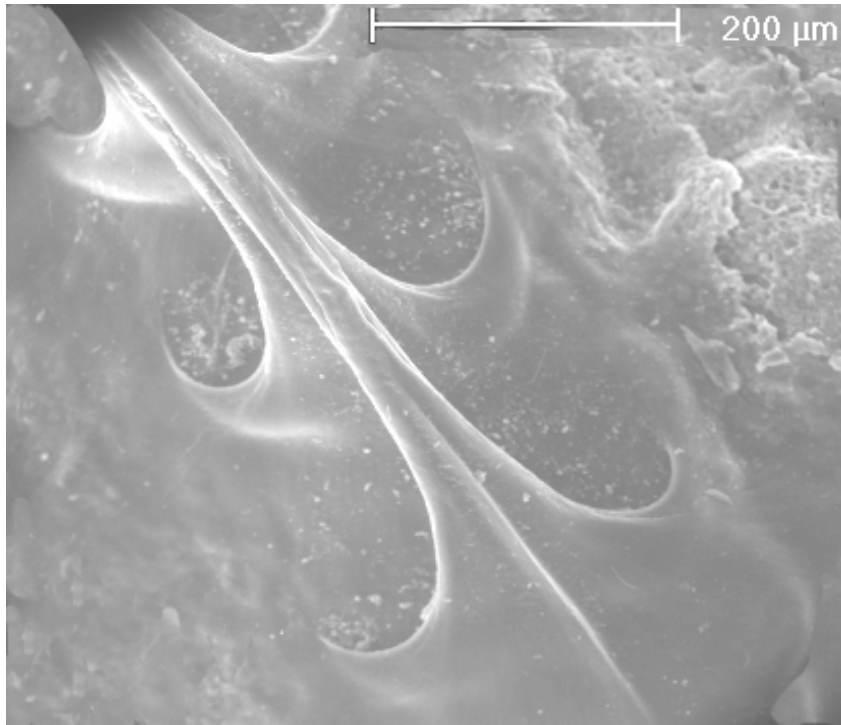


Figura 66. Placas de unión de *Pinna nobilis*. Imágenes obtenidas mediante el MEAB.

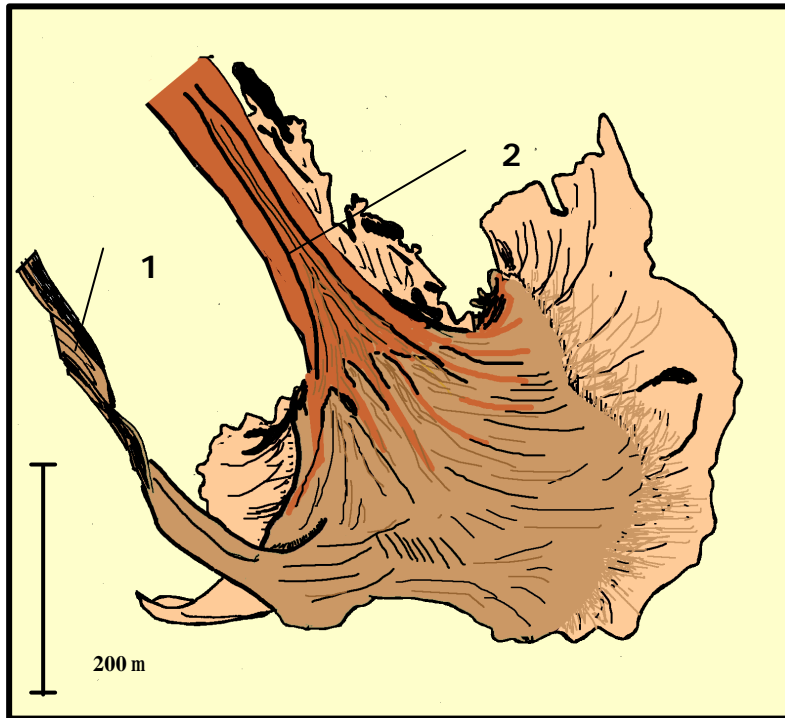


Figura 67. Dibujo de una placa que se ha liberado del sustrato, realizado mediante cámara clara. 1 y 2, filamentos cuyas placas están unidas.

A partir del estudio del sustrato al que estaban unidos los distintos especímenes muestreados, se observa que la fijación de los filamentos al medio se realiza ligeramente por debajo de la parte anterior de la concha, en la zona ventral, que es por donde los filamentos salen del animal. Además, los filamentos se reúnen en grupos ordenados que se van dividiendo en otros de menor envergadura según se alejan del molusco y se van separando en distintas direcciones hasta llegar a la pieza a la que se fijan. De esta forma, la estructura se va volviendo más ancha cuanto más profunda se encuentra en el sedimento. No se han observado haces de filamentos que se dirijan hacia la posición dorsal rodeando las valvas, aunque si que se han observado filamentos unidos a la propia concha, al igual que en *Pinna nobilis* y *Atrina saccata* (Yonge, 1952), como será descrito en los próximos apartados. Además, se han detectado distintos grados de torsión de los haces, llegando en algunos casos a fuertes niveles de enrollamiento sobre si mismos de algunos grupos de filamentos (Figura 68).

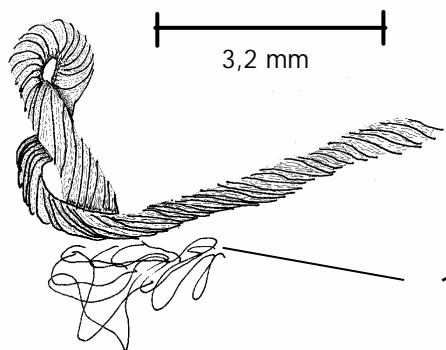


Figura 68. Grupo de filamentos enrollados. 1, porción donde el grupo de filamentos se ha roto.

Esta característica plantea la incógnita de como *Pinna nobilis* es capaz de enrollar los filamentos. El hecho de que cada filamento grueso tenga cuatro puntos de sujeción independientes en el músculo retractor y de que la torsión hallada en los distintos especímenes finaliza aproximadamente en la interfase entre los **Sectores 1 y 2**, obliga a descartar la posibilidad de que ésta se realice en la zona de unión de los filamentos finos al músculo. De ser así, los 4 filamentos finos deberían haberse soltado de sus paquetes, girado sobre sí mismos y vuelto a incorporarse a ellos de nuevo. Además, la torsión debería recorrer toda la longitud del filamento. También hay que descartar que la torsión se lleve a cabo únicamente en las proximidades del orificio del biso, ya que al estar los filamentos sujetos por los dos extremos, no existiría entonces una verdadera torsión, que sí ocurre en la realidad.

Sin embargo, el pie tiene la capacidad potencial de realizar esta torsión, ya que sólo necesita dar vueltas alrededor de un filamento que ya esté unido al sustrato, fijando las nuevas placas en las proximidades de las anteriores. El pie puede realizar esta maniobra tantas veces como sea necesario, hasta conseguir un gran número de filamentos enrollados sobre sí mismos. Además, la disminución de la tensión del conjunto dará lugar a un segundo giro, al igual que ocurriría con cualquier cabo con el que se realizara la misma maniobra.

La observación de filamentos que han sido enrollados unos sobre otros por el pie, muestra que existe un minucioso trabajo previo al pegado de las placas, lo que indica la gran importancia que da el animal a la distribución y modo de disposición de los filamentos.

3.4.3 Estudio comparado de la fijación sobre distintos sustratos.

3.4.3.1 Ejemplar implantado en *Posidonia oceanica*.

Cuando un individuo de *Pinna nobilis* se encuentra en este medio, la porción anterior de la concha está rodeada de fascículos, rizomas, raíces y sedimento y penetra entre ellos como una cuña hasta un tercio de la concha. En algunos casos el sedimento es tan escaso que parece que el espécimen esté suelto, aparentemente sujeto únicamente por las estructuras de la fanerógama. Sin embargo, una vez fuera de las valvas, los filamentos son ordenados en grupos de distinto número, que a su vez se van dividiendo en otros menores según se alejan del animal. Estos grupos no se dirigen al sustrato más cercano y accesible, sino que previo a la fijación, el pie elabora una **trama enmarañada**, mediante la cual consigue que los filamentos se enreden entre sí y con las piezas del sustrato, hasta que acaban totalmente enmarañados. El enrollamiento mencionado en la sección anterior sería una manifestación más de esta capacidad de fabricación de la trama enmarañada de *Pinna nobilis*, que se presenta en mayor o menor grado en todos los sustratos estudiados.

Aunque los filamentos enmarañados de esta forma pierdan la placa de adhesión, siguen desempeñando su función perfectamente, a menos que sean seccionados en la parte proximal del animal. Jackson et al. (1953), no observaron las placas de adhesión en los individuos que utilizaron en su estudio, pero en cambio sí que describieron cómo los filamentos estaban totalmente enrollados con pequeñas piedras y restos biodetríticos. Muy probablemente, las placas de adhesión quedaron en el medio al arrancar los individuos, pero parte del sustrato permaneció unido a los filamentos, que lo llevaron consigo tras la extracción.

Además, a menudo, las placas son dispuestas sobre otros filamentos, aumentando aún más la complejidad del conjunto. En algunos casos, una placa es pegada al sustrato aglutinando con ella otros filamentos (Figura 69 A). En otros, las placas se fijan sobre uno o varios filamentos dispuestos anteriormente, manteniéndolos unidos de esta forma (Figura 69 C). En el caso más peculiar que se ha observado, se genera una estructura en la que 4 filamentos se unen en un punto a partir del cual sólo continúan dos (Figura 69 B). En realidad, dos de ellos están adheridos en distintas escamas de los rizomas de la fanerógama de forma normal y sobre ellos se han pegado los otros dos filamentos, quedando los cuatro unidos en ese punto.

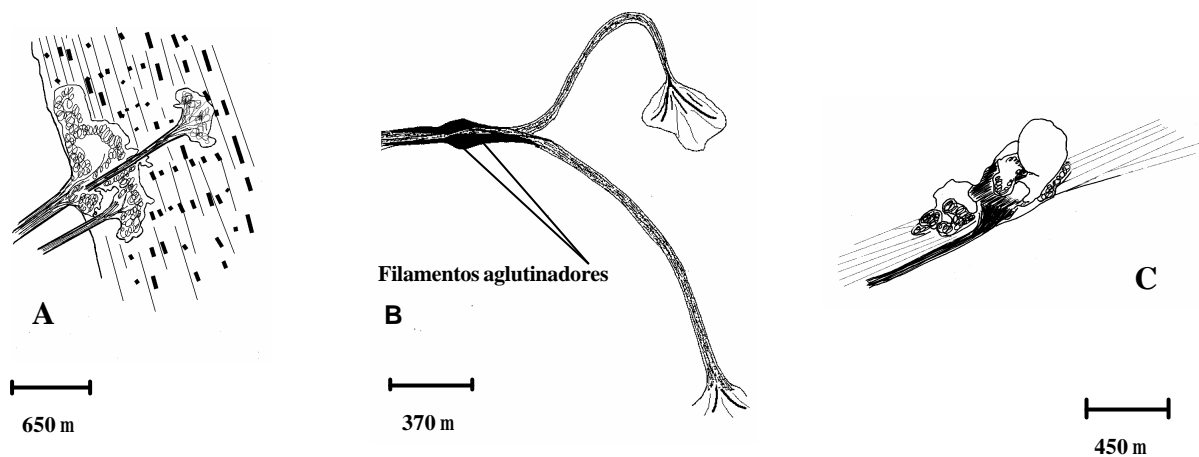


Figura 69. A, filamento unido al sustrato aglutinando otros filamentos. B, dos filamentos unen a otros dos que están fijos en distintas hojas de *Posidonia oceanica*. C, filamento fijado sobre otros 5 filamentos y granos de arena.

Las estructuras sobre las que se une una mayor cantidad de filamentos son las escamas de los rizomas y las raíces de *P. oceanica*. Las placas de adhesión no son dispuestas aleatoriamente sobre estos sustratos, sino que a menudo son depositadas en líneas enfrentadas, que en algunos casos pueden llegar a constituir un auténtico recubrimiento de la superficie. Una sola escama de 30 mm, o una raíz de dimensiones similares, puede llegar a tener cerca de 100 filamentos dispuestos de esta forma (Figura 70 C-D). Los filamentos también se pueden encontrar unidos a conchas y otros restos de pequeño tamaño (2 ó 3 mm), pero suponen una superficie colonizada muy inferior a la de las escamas y raíces de *P. oceanica*, presentando tan solo unos pocos filamentos unidos a ellos (Figura 70 E-F).

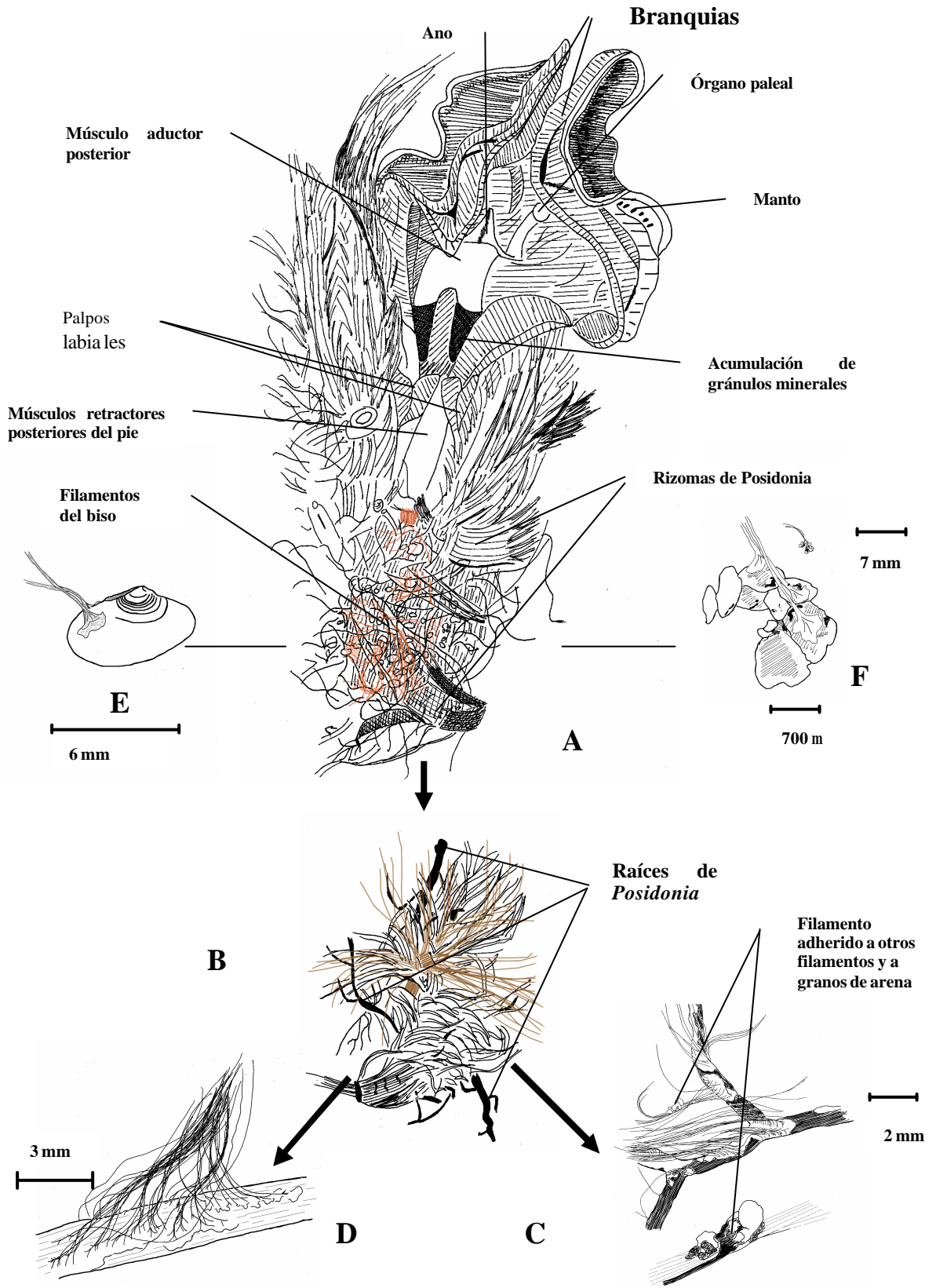


Figura 70. A, individuo extraído de su concha aún fijo a la mata de *P. oceanica*, visión ventral. B, rizoma de *Posidonia* al cual se dirigen los filamentos. C, raíz de *Posidonia*. D, escama de un rizoma de *Posidonia*. E, valvas vacías de un juvenil de *Tellina* al cual se han fijado unos pocos filamentos. F, filamentos unidos a los restos del tubo de un poliqueto.

3.4.3.2 Ejemplar muestreado en fondo fangoso.

Los filamentos observados se encontraban en perfecto estado, sin que se haya detectado ningún tipo de degradación producida como consecuencia de la acción corrosiva y desnaturalizadora de las moléculas generadas por la reducción bacteriana de sulfatos y nitratos en la capa reductora. En este medio, *Pinna nobilis* aprovecha cualquier material de textura consistente que se encuentre en el fango, siempre que sea de un tamaño apropiado. Sin embargo, a pesar de que el individuo seleccionado se encontraba en un lecho cubierto por *Caulerpa prolifera*, ningún filamento se unía a esta clorofícea. El recubrimiento de la pradera de *Caulerpa* es muy superficial, mientras que los filamentos profundizan ligeramente por debajo de la parte anterior del animal que ya de por sí se puede encontrar hundida en el fango más de 20 cm. Además, los extractos de esta alga poseen una cierta actividad "antifouling", que podría estar evitando que *P. nobilis* fije sus filamentos sobre ella (Smyrniotopoulos et al., 2003). En cambio, sí se hallan filamentos unidos a restos de hojas de *Cymodocea nodosa*, provenientes de una pradera adyacente (Figura 71) aunque en ningún caso presentan un recubrimiento comparable al que ocurre en las escamas de los rizomas de *Posidonia oceanica*.

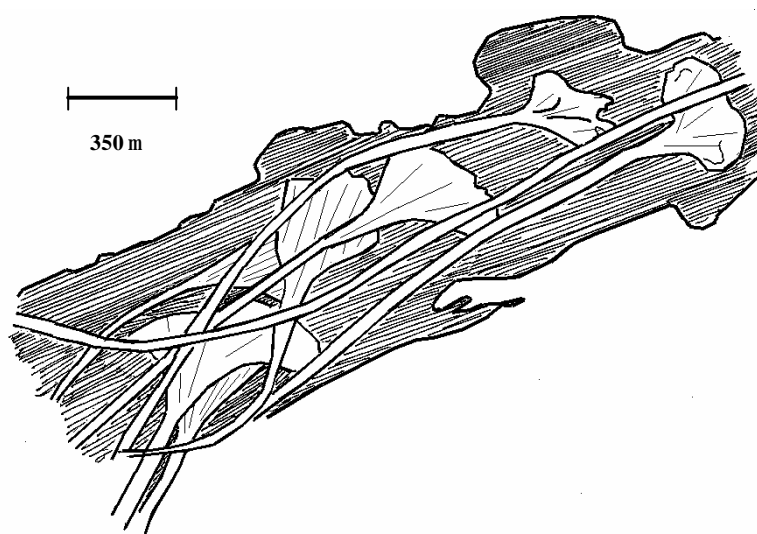


Figura 71. Filamentos unidos a un fragmento de una hoja de *Cymodocea nodosa*.

La fijación de los filamentos se realiza principalmente sobre pequeños restos calcáreos de otros organismos (de 2-3 mm de diámetro), aunque escasas veces se supera la decena de placas de adhesión en una misma pieza. Este hecho indica una tendencia a aumentar el número de anclajes distintos, sin dedicar demasiado esfuerzo a ninguno de ellos. Algunas veces son colonizadas conchas que llegan a medir hasta 30 mm, pero no se ha encontrado ningún sustrato duro de mayor tamaño con filamentos fijos a él y sólo algunas restos de hojas de *Cymodocea nodosa* son colonizadas cuando presentan un tamaño superior. La disposición de las placas sobre los distintos sustratos no sigue líneas tan ordenadas como en los rizomas y raíces de *Posidonia*, ni siquiera en los sustratos de mayores dimensiones y a menudo se

encuentran unas sobre otras desordenadamente, formando un aglutinado de placas de adhesión (Figura 72).

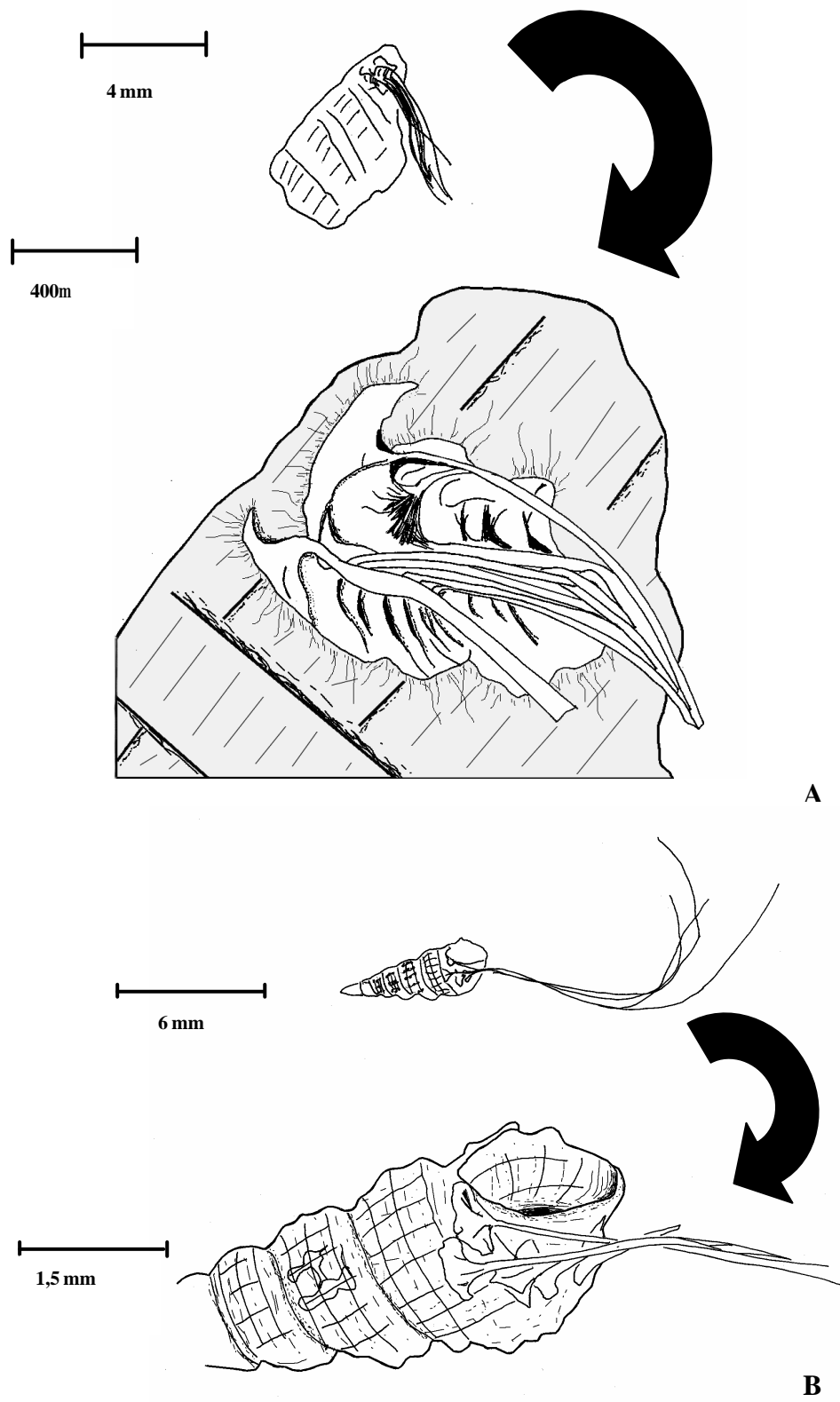


Figura 72. A, filamentos pegados unos sobre otros sobre un trozo de concha de un bivalvo. B, filamentos pegados sobre una concha de *Bittium reticulatum*.

Es común localizar filamentos que se pegan unos sobre otros y que llegan a formar en algunos casos estructuras considerablemente elaboradas. A modo de ejemplo, en la Figura 73 se puede observar el borde de una concha de un bivalvo donde se ha generado una estructura compleja con numerosos filamentos pegados entre sí.

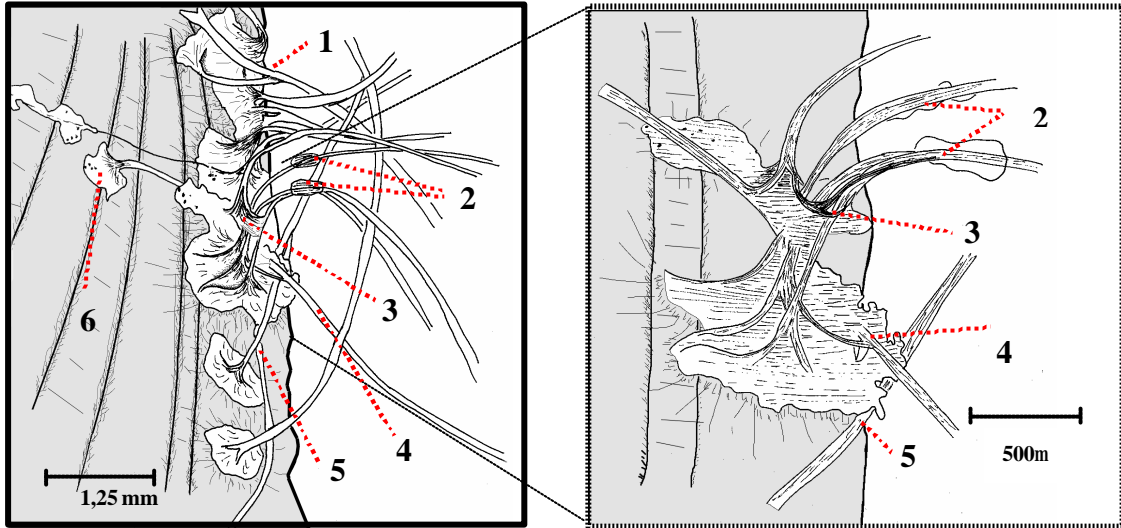


Figura 73. Filamentos adheridos sobre las valvas de un bivalvo muerto. 1, filamento partido. 2, placa de adhesión que unía a tres filamentos. 3, filamento pegado sobre los demás. 4 y 5, filamentos sobre los cuales se han pegado nuevas placas. 6, filamento que se ha separado del sustrato, pero que permanece unido a este por las placas de otros filamentos pegados sobre él.

El grado de enredamiento de los filamentos entre sí es considerable aunque no se puede hablar de una trama enmarañada como ocurría en el caso anterior, principalmente porque el sustrato no permite que se genere este tipo de estructura. En cambio, el aspecto global es de una unidad compacta y enredada, de cuyos extremos emergen grupos de filamentos en distintas direcciones para fijarse sobre las distintas piezas (Figura 74).

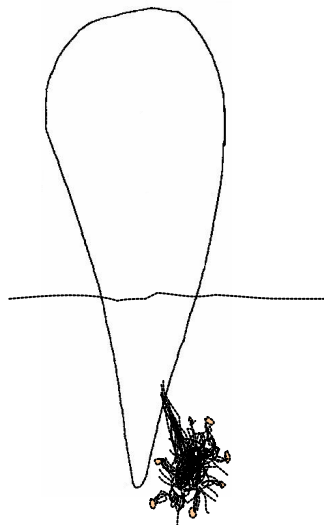


Figura 74. Ejemplo de disposición del bicho en un ejemplar situado en un fondo fangoso.

3.4.3.3 Ejemplar localizado en un canal de drenaje de *Posidonia oceanica*.

Aunque la zona donde se localizó el ejemplar estaba cubierta de arena, los filamentos se repartían entre los rizomas y raíces de *Posidonia oceanica* que estaban enterrados bajo la arena, restos calcáreos de otros organismos, piedras y granos de arena. Los filamentos unidos a *P. oceanica*, lo hacían como se ha explicado anteriormente, incluyendo la trama enmarañada entre los rizomas. Igualmente, la unión a piezas calcáreas es muy similar a la realizada al mismo tipo de piezas en el fango, presentando también un número reducido de filamentos unidos a ellas, aunque de vez en cuando aparecen fijaciones de baterías lineales de filamentos, como las que ocurren en las escamas de los rizomas y raíces de *Posidonia*. A menudo los filamentos se entrelazan con las raíces antes de fijarse a las piezas calcáreas.

Por lo que respecta a la fijación a gravas, guijarros y rodados localizados en la zona, cabe destacar que las más pequeñas y los más grandes son los menos colonizados por los filamentos. Tanto los rodados que había en las proximidades, como las gravas, no tienen fijados a ellas más de unos pocos filamentos. Sin embargo, a los guijarros de entre 40-50 mm se fijan cientos, realizando un recubrimiento similar al de las escamas de los rizomas y raíces de *Posidonia* (Figura 75).



Figura 75. Unión de filamentos a un guijarro enterrado en el sedimento.

Además, en este tipo de sustrato se observa como *Pinna nobilis* es capaz de unir los filamentos a los granos de arena, de modo que cada placa de adhesión aglutina tantos granos como caben en su superficie (Figura 76). No se ha localizado ningún aglutinamiento de muchos granos de arena juntos por parte de varias placas de adhesión, lo que formaría una estructura cementada

de arena, sino que cada filamento fija independientemente unos cuantos granos, dando la impresión de que la placa ha sido depositada simplemente sobre ellos. Todos los filamentos que se han observado unidos de esta forma se localizaban en la misma zona, probablemente porque no había ningún otro tipo de sustrato óptimo donde fijar las placas de adhesión.

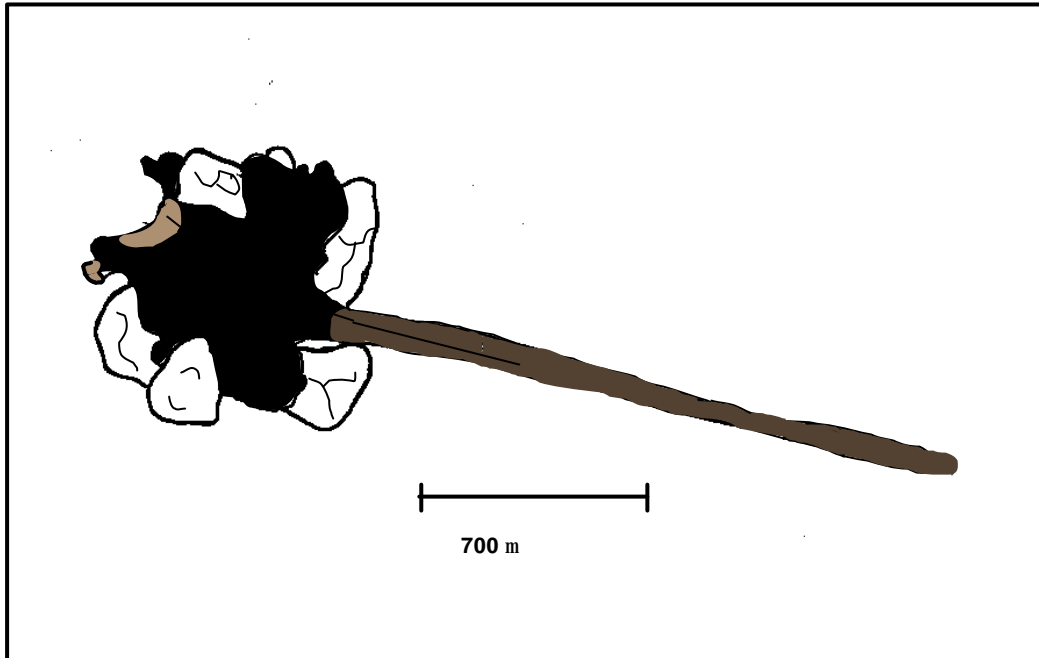


Figura 76. Filamento aglutinando tantos granos de arena como caben en la superficie de la placa de adhesión.

3.4.3.4 Ejemplar muestreado en un fondo cubierto por "maërl".

Para el estudio de la fijación en este fondo, el individuo fue recogido en un lecho recubierto por nódulos de *Lithothamnion coralloides* y *Phymatholithon calcareum* a 42 m de profundidad. Debajo de la primera capa de nódulos, el sustrato estaba compuesto en su mayoría por material biotritico de esta rodofícea y algunos restos de conchas de gasterópodos y bivalvos, así como por restos de caparazones de equinodermos mezclados con algo de sedimento, más abundante con la profundidad del sustrato.

La mayor densidad de filamentos se encuentra sobre piezas de maërl con unas dimensiones aproximadas de 30x30 mm y con morfología plana (1 ó 2 mm de espesor), habiéndose observado muy pocas piezas nodulares con filamentos unidas a ellas. En estos sustratos se pueden localizar cientos de placas, que recubren su superficie de forma similar a la descrita para las raíces y escamas de los rizomas de *Posidonia oceanica*, incluyendo la ordenación en baterías lineales de las placas en algunos casos (Figura 77).

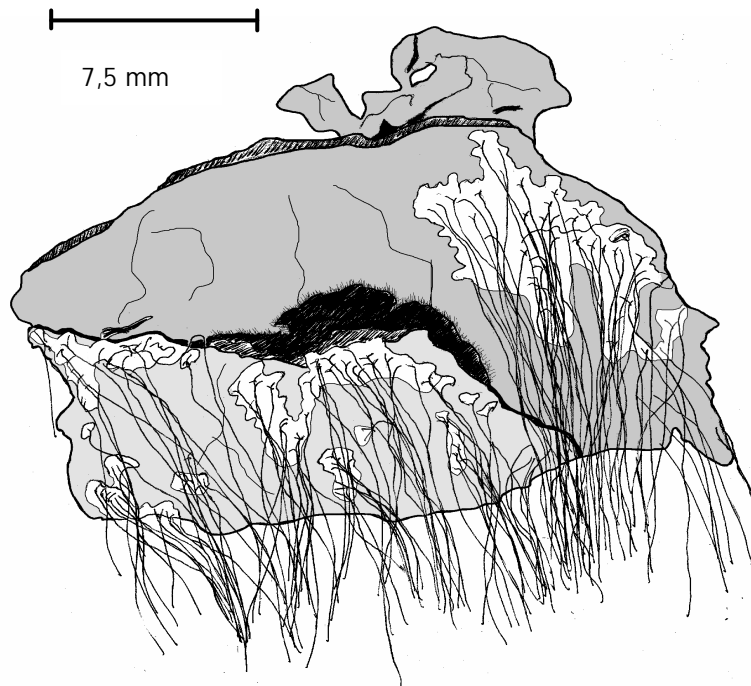


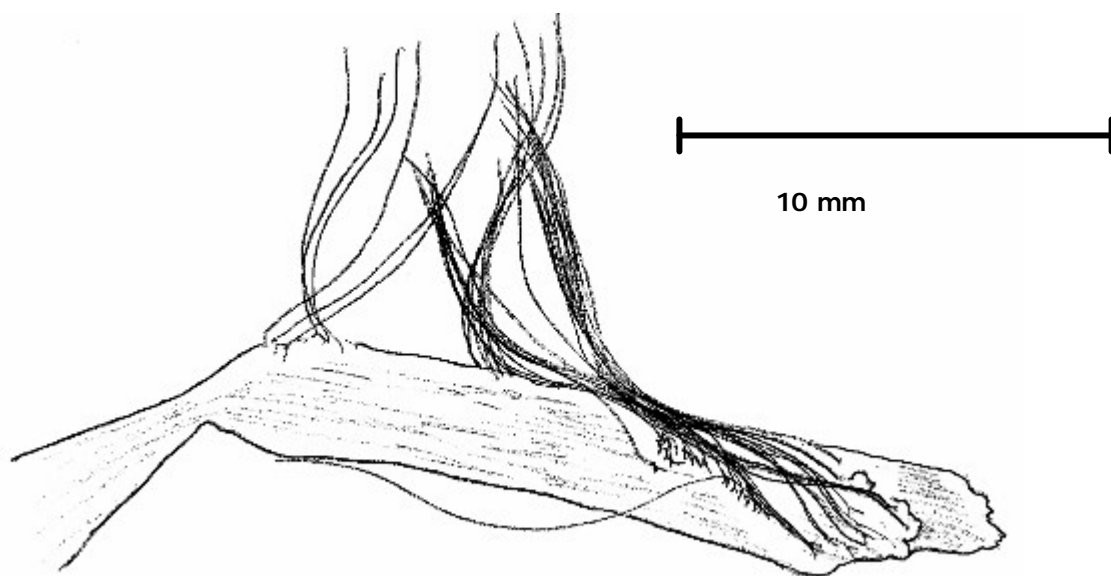
Figura 77. Pieza plana colonizada por cientos de filamentos. La pieza tiene dos capas, una superior y la otra inferior, ambas con recubrimiento de placas de adhesión.

La fijación sobre piezas de menores dimensiones es poco común en este sustrato y, en todo caso, se realiza de modo similar a como ocurre en fango, observándose unos pocos filamentos adheridos a cada fragmento.

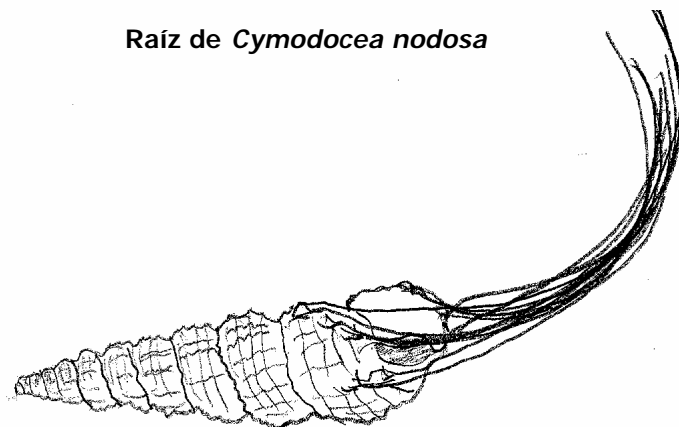
3.4.3.5 Ejemplar muestreado en una pradera de *Cymodocea nodosa* con *Caulerpa prolifera*.

En la zona donde se recogió el ejemplar se localizaron gran cantidad de restos vegetales, en su gran mayoría de *Cymodocea nodosa*, pero también algunos fragmentos de hojas muertas de *P. oceanica*, que provenían de mar abierto, así como restos calcáreos de gasterópodos y bivalvos. De nuevo se observa un importante grado de enredamiento entre los filamentos y las estructuras y restos vegetales, que genera una vez más la trama enmarañada compacto, que aumenta la consistencia del complejo.

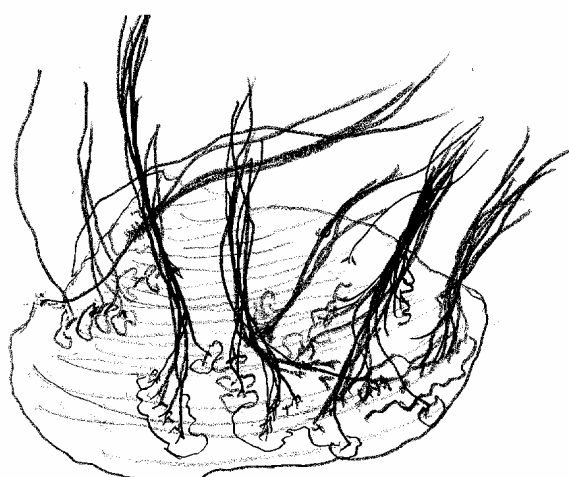
Los filamentos se fijan principalmente a los rizomas de *Cymodocea nodosa* y a restos de *Posidonia* y *Cymodocea*, sobre los cuales forman baterías de filamentos similares a los que se producen en las escamas de los rizomas de *P. oceanica*. En segundo lugar se unen a las conchas de gasterópodos de pequeñas dimensiones como *Bittium reticulatum* y, por último, a restos de conchas de moluscos de pocos milímetros de tamaño (Figura 78). De nuevo, no se han encontrado filamentos unidos a *Caulerpa prolifera*.



Raíz de *Cymodocea nodosa*



Bittium reticulatum



Fragmento de concha de molusco bivalvo

Figura 78. Sustratos más comunes sobre los que se fijan los individuos recogidos en la pradera de *Cymodocea nodosa* con *Caulerpa prolifera*.

Además de la unión de los filamentos al sustrato, también se ha observado en diversos ejemplares como numerosos filamentos se unen también a la propia concha en la porción anterior, tanto por la cara interna como por la externa. En el Mar Menor se extrajo un ejemplar implantado en la pradera mixta de *Cymodocea nodosa* y *Caulerpa prolifera*, en el cual tres grupos de filamentos se separaban del resto y se dirigían hacia la parte anterior por dentro del animal. De estos tres grupos, dos se dirigían hacia el exterior de la concha hasta fijarse en la zona dorsal de cada una de las valvas. El tercero seguía por el interior de la valva y se fijaba en la parte más distal del animal, por detrás del músculo aductor anterior. Estos filamentos permanecían tensos y en conjunto formaban una estructura ordenada y simétrica (Figura 79).

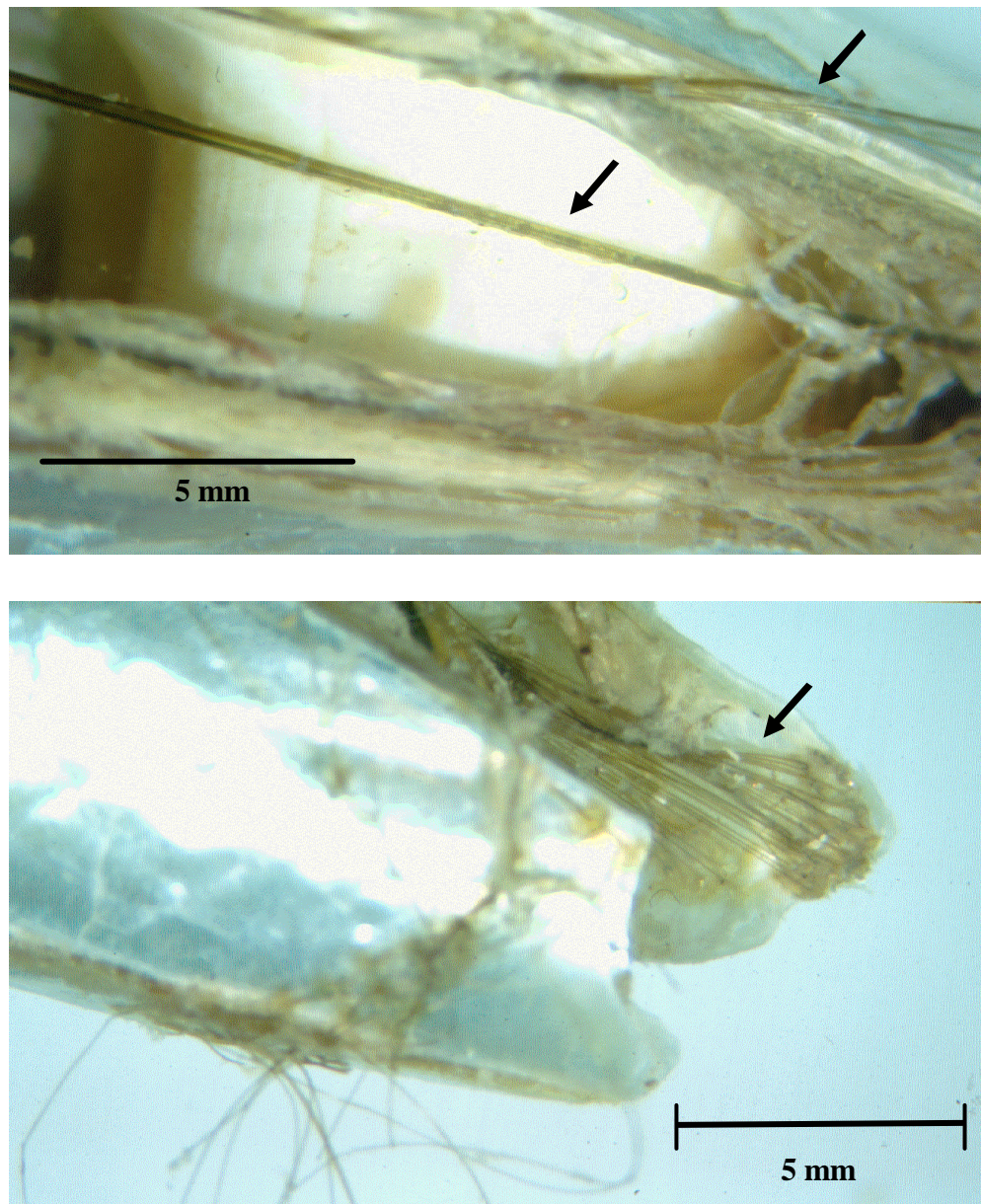


Figura 79. Foto del ápice de un individuo donde se puede observar la unión de los filamentos a la propia concha. Las flechas señalan los grupos de filamentos descritos en el texto.

En Moraira, algunos de los ejemplares muertos recogidos en los distintos muestreos que conservaban parte del biso aún intacto, también poseían placas adheridas a la porción anterior de la propia concha, tanto por dentro como por fuera, lo que demuestra que se trata de una práctica común en muchos ejemplares de la especie. Asimismo, también se ha recogido una concha de un ejemplar muerto en Benidorm (Alicante), que había sufrido el ataque de un natícido en la porción anterior. La parte blanda había migrado considerablemente en dirección posterior y la concha presentaba un nuevo ápice de forma puntiaguda en la cara interna de las valvas. Los filamentos se unían masivamente en la zona que debería ocupar el músculo aductor anterior antes del ataque y migración de la parte blanda, simulando probablemente la sujeción que debería realizar el músculo aductor anterior a la concha, de forma idéntica a la descrita en Yonge (1953) (Figura 80).



Figura 80. Filamentos del biso de un ejemplar muerto recogido en la pradera de *Posidonia oceanica* de Benidorm (Alicante) adheridos al interior de la propia concha en la zona que debería ocupar el m.a.p. Escala 2 cm.

A partir del estudio comparado de la fijación a los distintos sustratos, se deduce que el sustrato más idóneo para la fijación de los ejemplares de *Pinna nobilis* es, sin duda alguna, el formado por las partes enterradas de las fanerógamas marinas, sobre todo de *Posidonia oceanica*. En ella se generan las estructuras más complejas y al mismo tiempo las más organizadas y elaboradas. Además, la maraña de rizomas y raíces entremezclados con arena y restos biodetríticos permite el desarrollo de una trama enmarañada compleja, que aumenta considerablemente el rendimiento de cada filamento y, en consecuencia, las posibilidades de sujeción al fondo. Cuando el medio carece de las estructuras vegetales de *Posidonia* y *Cymodocea*, los individuos tienden a escoger el tamaño de las piezas dependiendo del tipo de sustrato. En fondos fangosos seleccionan sobre todo partículas pequeñas de unos pocos milímetros, a las que fijan unos pocos filamentos, multiplicando de esta forma los puntos de anclaje al sustrato. Sin embargo, en fondos arenosos en el límite de un canal entre matas o maërl, ambos hábitats sometidos a ciertas corrientes direccionales, existe una cierta preferencia por piezas de mayor tamaño, (30-50 mm), descartándose las estructuras pequeñas de unos pocos milímetros.

Respecto a las posibilidades de desplazamiento, si este se produjera mediante la liberación de los filamentos viejos y la generación de otros nuevos que se fijen en posiciones más avanzadas en la dirección del movimiento, el alto grado de enredamiento producido por la trama enmarañada entre el sustrato y los filamentos, así como la disposición de unos filamentos pegados sobre otros, provocarían importantes interferencias que complicarían considerablemente la realización del desplazamiento mediante este mecanismo. También los distintos grados de torsión tienen poco sentido en una especie que tuviera que desplazarse liberando los filamentos enrollados y generando otros nuevos rápidamente. Además, tampoco se han observado estructuras residuales, que hubieran podido permanecer en el complejo tras la liberación de filamentos durante el desplazamiento.

Si se descarta la opción de la liberación paulatina de los filamentos y la generación de otros nuevos, el desplazamiento debería realizarse mediante la eliminación de todo el penacho en su conjunto y su posterior regeneración. Sin embargo, el gran número de filamentos (20.000-30.000) implica un gran gasto energético a la hora de generarlo de nuevo y, por lo tanto, un importante desperdicio de energía si los ejemplares tienen que desprenderse completamente de ellos cada vez que pretendan desplazarse. Además, un ejemplar de *Pinna nobilis* puede tardar casi medio año en sintetizar un nuevo biso (Cerruti, 1938/39, en Mihailinovic, 1955), por lo que los individuos permanecerían en un estado de gran vulnerabilidad, tanto frente a depredadores como frente a los efectos del estrés hidrodinámico producido por el oleaje, durante un largo periodo de tiempo. En cambio, en los mejillones el número de filamentos es inferior en tres órdenes de magnitud, por lo que su liberación supone una maniobra mucho más sencilla y de menor coste energético y los individuos son capaces de regenerar el biso en periodos que van desde unas horas a unos pocos días (Glaus, 1968; Price, 1983; Côté, 1995; Uryu et al., 1996; Reimer y Tedengren, 1997).

En cualquier caso, parece lógico que los individuos posean la capacidad de reimplantarse en condiciones naturales y que un sistema tan especializado como el complejo del biso de *Pinna nobilis* también esté adaptado para su regeneración en caso de rotura, sobre todo teniendo en cuenta que ésta debe de ser relativamente común en un ambiente sujeto a un alto estrés hidrodinámico donde se generan importantes fuerzas de rozamiento, como se ha descrito en el apartado 3.3.5. Por ello, no es raro localizar especímenes arrancados que posteriormente se han reimplantado unos metros más allá de sus posiciones originales (Vicente, 1990), probablemente movidos por el oleaje o algún animal. También en el presente estudio se pudo observar un ejemplar que yacía sobre el fondo y que durante los seis meses siguientes fue reimplantándose paulatinamente. En este caso, el individuo mantuvo la misma localización de la primera vez que fue observado.

Por último, la fijación de los filamentos a la propia concha en los ejemplares recogidos en la pradera de *Cymodocea nodosa* con *Caulerpa prolifera* del Mar Menor, o en la praderas de *Posidonia* de Moraira y Benidorm, demuestra una vez más la gran especialización de este complejo para la fijación. En este caso concreto, los individuos están generando una unión adicional de la parte blanda a la concha, lo que puede implicar que las tensiones que llegan a generarse sobre el sistema de fijación sean tan importantes que no sólo peligran la integridad de los filamentos, sino la propia unión del animal a las valvas. En definitiva, todo indica que el complejo del biso de *Pinna nobilis* es un sistema altamente especializado para la sujeción al fondo, cuyas características lo alejan mucho de ser un buen medio de locomoción.

3.5 Movimiento de valvas.

El estudio del movimiento de las valvas de *Pinna nobilis* ha resultado ser uno de los mayores retos del presente proyecto de Tesis. La necesidad de realizar la monitorización de los individuos *in situ*, con la consiguiente exigencia de trasladar bajo el agua todo el sistema de registro de la información de movimiento de valvas, los requerimientos de aislamiento del medio, de autonomía y de instalación estandarizada de los sensores, han supuesto un reto importante, tanto por las dificultades intrínsecas del propio muestreo, como por las complicaciones añadidas que a menudo se derivan de los trabajos en el mar (oleaje, bajas temperaturas, variabilidad en el tiempo de fraguado de los cementos dependiendo de la temperatura ambiente, etc.).

El seguimiento de los 10 ejemplares en los que la experiencia funcionó correctamente ha permitido obtener información básica sobre los ritmos diarios de movimientos de las valvas de los individuos de esta especie. Los periodos de estudio de los ejemplares se pueden encontrar en la Tabla 40, mientras que la posición relativa de cada individuo en la superficie cartografiada puede observarse en la Figura 81. El conjunto de todas las figuras donde puede observarse la posición de las valvas, relacionada con la salida/puesta del Sol/Luna y tránsito de ambos astros, así como los datos de porcentaje de iluminación de la Luna, tormentas, y mar de fondo cuando fueron registrados, se pueden consultar en el ANEXO 2. En todas las gráficas de este anexo y del presente apartado, las líneas amarillas representan la posición del Sol, mientras que las azules la de la Luna y el disco con un porcentaje en su interior representa el estado de iluminación de la Luna. En el presente apartado sólo se adjuntarán las figuras más relevantes, que serán utilizadas para ayudar en la explicación de los resultados.

Tabla 40. Ejemplares utilizados en el estudio de movimiento de las valvas. Las parejas de individuos 60 y 61, 17 y 54, 14 y 136, 107 y 65 fueron monitorizadas simultáneamente. Los ejemplares 71 y 30 fueron monitorizados independientemente utilizando el sensor preliminar. Ht, tamaño total de las valvas.

Ejemplar	Ht	Periodo de estudio	Luna llena	Luna nueva
71	63,8	15 a 17 junio 1999	No	No
30	48,8	6 a 19 julio 1999	No	13 julio
60	54,7	16 a 19 octubre 1999	No	No
61	53	16 a 30 octubre 1999	24 octubre	No
17	52	7 a 17 julio 2000	17 julio	No
54	59,1	7 a 17 julio 2000	17 julio	No

14	53,6	26 julio a 5 agosto 2000	No	31 julio
136	47,7	26 a 30 julio 2000	No	No
107	44,2	23 a 25 junio 2002	24 junio	No
65	51,4	23 junio a 13 julio 2002	24 junio	10 julio

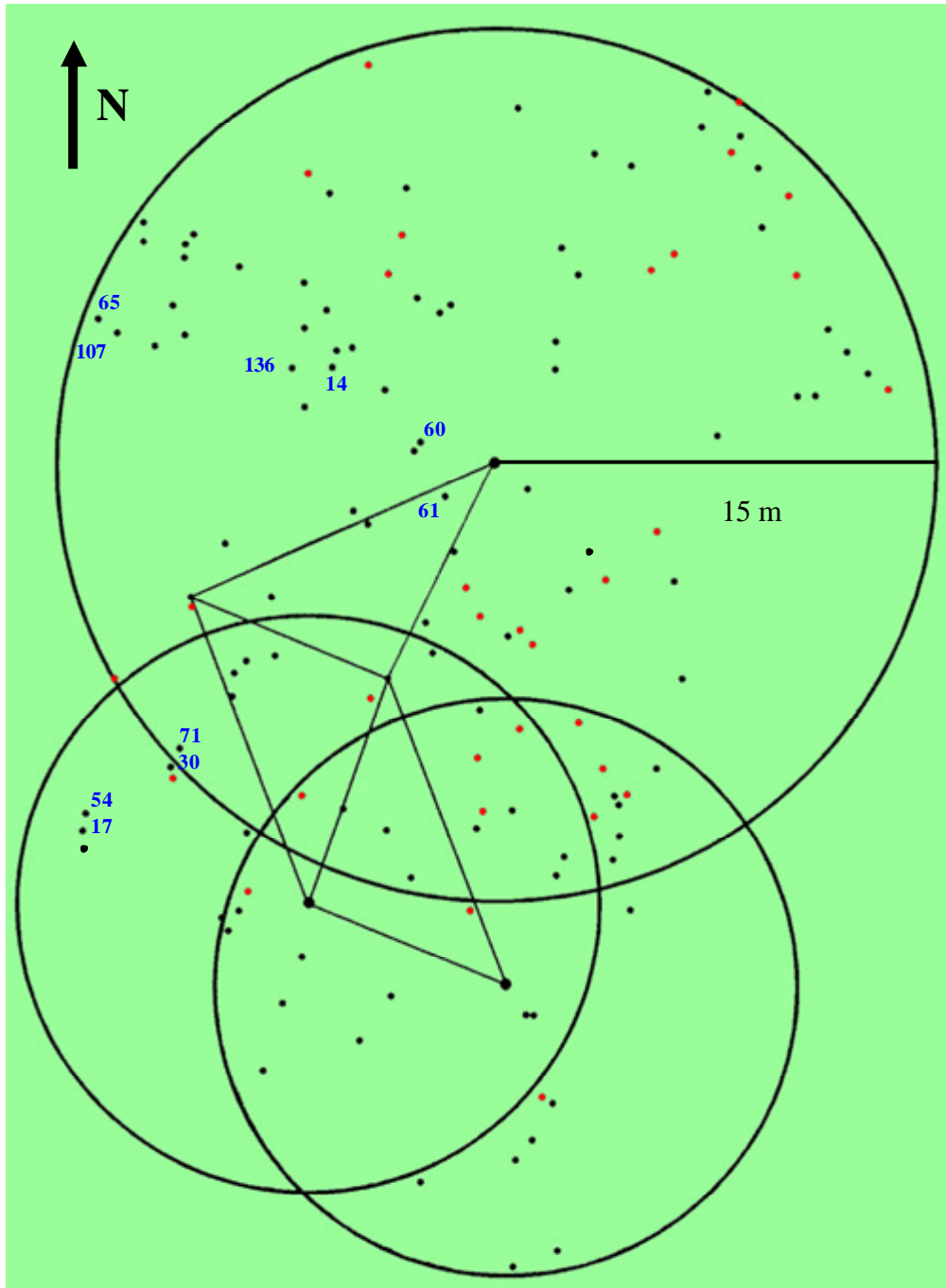


Figura 81. Posición de los individuos localizados en la población 1. Los números de identificación indican cuales son los ejemplares utilizados en el experimento de monitorización del movimiento de las valvas. Los puntos rojos representan la localización de los ejemplares muertos cartografiados.

A pesar de que la actividad de las valvas no puede ser estimada de forma precisa a causa del carácter discontinuo de registro de las posiciones del sensor, todo indica que el número de movimientos de las valvas por hora (m_v/h) de *Pinna nobilis* es muy bajo. En los ejemplares estudiados el valor oscila entre 0,5 y 9,5 m_v/h , aunque el valor de la media y la mediana ($Y= 3$, $SD=2,9$ y $2,2$, respectivamente) indican una clara tendencia hacia los valores más bajos de la distribución, presentando dos ejemplares con un número de movimientos muy alto en comparación con el resto (Tabla 41, Figura 82).

Tabla 41. m_v/h , movimiento de las valvas por hora. Ht, tamaño total. ID, número identificador del ejemplar. Los valores representados en rojo son considerados *outlayers*.

ID	m_v/h	Ht (cm)	Abertura máxima (mm)
60	0,5	63,8	18
30	1,1	53	18
65	1,3	51,4	18
14	1,6	53,6	13,5
71	1,8	54,7	18
107	2,4	44,2	22,7
61	3,5	48,8	13,5
136	3,8	47,7	13,5
17	6,8	52	18
54	9,5	59,1	18

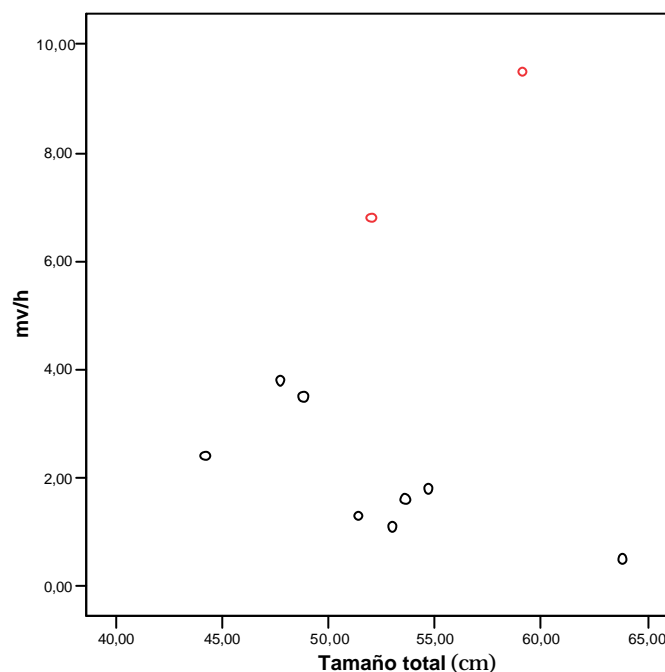


Figura 82. Dispersión de puntos de m_v/h según tamaño total (Ht) de los individuos. Los *outlayers* están marcados en rojo.

En las gráficas del ANEXO 2, puede observarse como los dos individuos en los que la actividad de las valvas es más alta son la pareja 17 y 54, estudiados simultáneamente. Durante la monitorización se registró un periodo

de potente mar de fondo que pudo afectar considerablemente a su comportamiento (días 10 y 17 de julio del 2000), por lo que posiblemente la excepcional actividad de estos dos ejemplares puede estar marcada por una alteración en su comportamiento como consecuencia del temporal. La aplicación del test de Dixon para la detección de *outlayers* (Sokal y Rohlf, 1991), proporciona resultados significativos con un p-valor < 0,05 en ambos casos. Por lo tanto, si se consideran estos dos datos como *outlayers*, y no se tienen en cuenta en los cálculos, se observa una relación significativa entre el tamaño de los ejemplares y el valor de m_v/h , obteniéndose una regresión lineal de pendiente negativa entre ambos ($y = 9,6146 - 0,146*x$; $R^2 = 0,544$; significatividad < 0,05) (Figura 83).

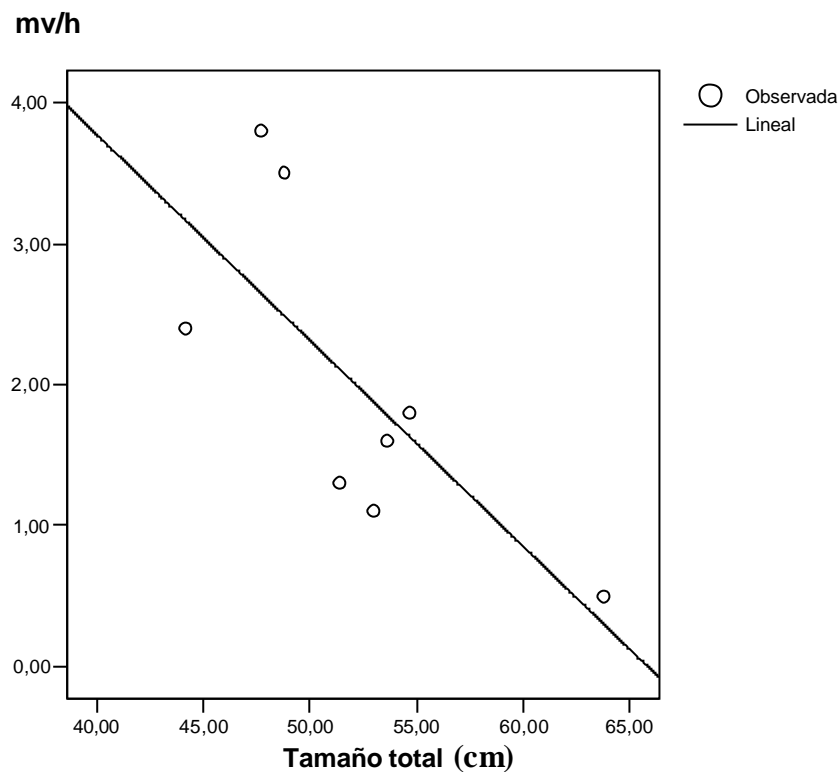


Figura 83. Regresión lineal entre el tamaño de los individuos y número de mv/h de los individuos monitorizados.

La significatividad del resultado y la pendiente de la regresión indican una relación inversamente proporcional entre el tamaño de los individuos y el número de movimientos de las valvas. Por lo tanto, existe una tendencia a que los individuos más grandes realicen menos movimientos que los más pequeños, dentro del rango de tamaños estudiado. Sin embargo, la escasez de datos obliga a ser cautelosos a este respecto y serían necesarios nuevos experimentos, con un rango de tallas mayor, para poder establecer de forma más precisa estas diferencias y, en la medida de lo posible, cuáles son sus fundamentos fisiológicos.

Por otro lado, las características del sensor empleado confieren un carácter aproximado al conocimiento de la actividad de *Pinna nobilis* a partir de los resultados obtenidos. Su ventaja principal, respecto a otros sensores utilizados anteriormente, es que en lugar de tomar un dato cada vez que

transcurre un cierto periodo de tiempo, con la consiguiente perdida de información del periodo no registrado, el sensor transmite todos los movimientos realizados por los moluscos, ya que el sistema permanece en estado latente y registra la posición de las valvas, con sus correspondientes datos de fecha y hora, cada vez que un movimiento de las valvas acciona un relé. Sin embargo, al tratarse de un sensor que detecta posiciones discretas, no es posible estar seguro de que no existen movimientos pequeños entre dos posiciones distintas de los relés, que son insuficientemente amplios como para ocasionar un cambio de estado en el sensor. El sensor posee una resolución entre posiciones que oscila desde 1,1 mm en posición 1 hasta 6,6 mm en posición 6. Por lo tanto, teóricamente, podría darse la situación de que un ejemplar moviera intensamente las valvas en un rango de distancias que no fuera lo suficientemente amplio como para accionar un relé (por ejemplo <6,6 mm en posición 6) y que los sensores no detectaran nada. Sin embargo, si este hubiera sido el caso, sería muy poco probable que en ningún individuo estudiado no hubieran coincidido los cambios rápidos de abertura con el límite de detección de alguna posición del sensor, con el consiguiente aumento significativo en el número de registros. En todos los individuos estudiados, incluso el 17 y 54, en los cuales se ha detectado una actividad muy alta respecto al resto de ejemplares, el número de movimientos de las valvas sigue siendo muy bajo, por lo que se puede aceptar que, en cualquier caso, la media del número de movimientos por hora debe ser próxima a la observada y probablemente <10 mv/h.

La abertura máxima de los individuos estudiados oscila entre 13,5 y 22,7 mm (posición 5-6 de la Tabla 15). Del estudio del porcentaje de tiempo promedio con abertura máxima cada hora del día (%PAMH) en todos los ejemplares, se deduce que los individuos mantienen las valvas en su posición de máxima abertura sobre todo durante el día, entre las 9 y las 19 horas, con el valor máximo situado en torno a las 15 horas (Figura 84).

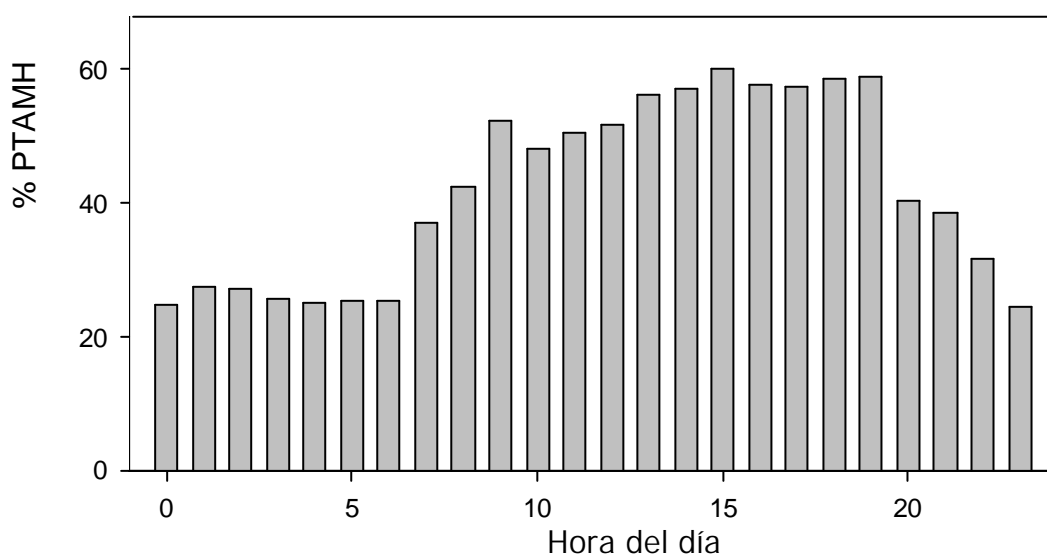


Figura 84. Porcentaje de tiempo promedio de abertura máxima cada hora del día de todos los ejemplares monitorizados.

La localización de los periodos más largos de abertura máxima durante el día, entre el amanecer y el atardecer, indica una tendencia cíclica en el movimiento de las valvas de todos los individuos monitorizados y es reflejo de las posiciones de las valvas de los ejemplares de *Pinna nobilis* a lo largo del día, ya que el estudio detallado de la abertura ponderada de las valvas (APV) pone de manifiesto que los ejemplares tienen tendencia a cerrar las valvas por la noche, desde la puesta del sol hasta su salida. A este respecto, se han observado modelos claros de comportamiento de los individuos de la especie, pudiéndose distinguir cuatro pautas distintas (García-March et al. (c), *en prensa*).

PAUTA 1. Cierre nocturno

Los ejemplares cierran las valvas por la noche, desde el momento de la puesta del Sol hasta su salida. Pueden permanecer en esta posición hasta 12 horas en algunos casos (Figura 85). Los valores de abertura de las valvas son mínimos, indicando un cierre completo o casi completo de estas.

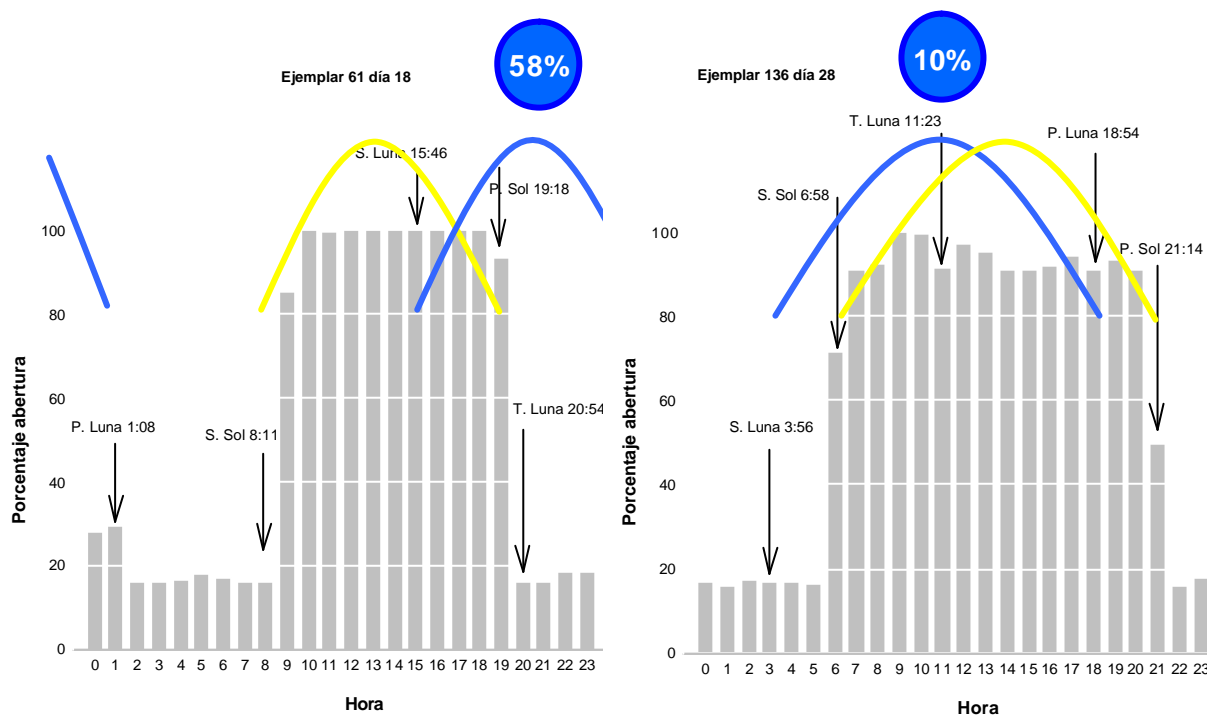


Figura 85. Ejemplos de abertura y cierre de las valvas al amanecer y atardecer respectivamente.

Se trata de una de las pautas más comunes, observándose en un total de 73 de los 98 días de monitorización de los distintos individuos (74,5% del total) (Tabla 42).

Tabla 42. Relación de días en los cuales los ejemplares han mostrado la pauta 1

Individuo	Días														Total	
30	7	8	9	12	13	14	15	17								8
60	16	17	18	19												4

61	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29					14
17	8	9	10	11	12	13	14												7
54	8	9	10	11	12	13	14												7
14	26	29	30	31	1	2	3	4	5										9
136	26	27	28	29	30														5
107	23																		1
65	23	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	18
Total																			73

PAUTA 2. Abertura nocturna dependiente de la posición y el grado de iluminación de la Luna.

Aquellos ejemplares cuyo periodo de monitorización coincide con una luna visible durante la noche, abren las valvas, generalmente, a partir del momento en que la Luna se encuentra iluminada por encima del 50% y las cierran con la puesta de la Luna, siempre que ocurra antes de la salida del Sol (ver por ejemplo el ejemplar 61, días 28 y 29 y ejemplares 17 y 54, días 12 a 14 en el ANEXO 2) (Figura 86).

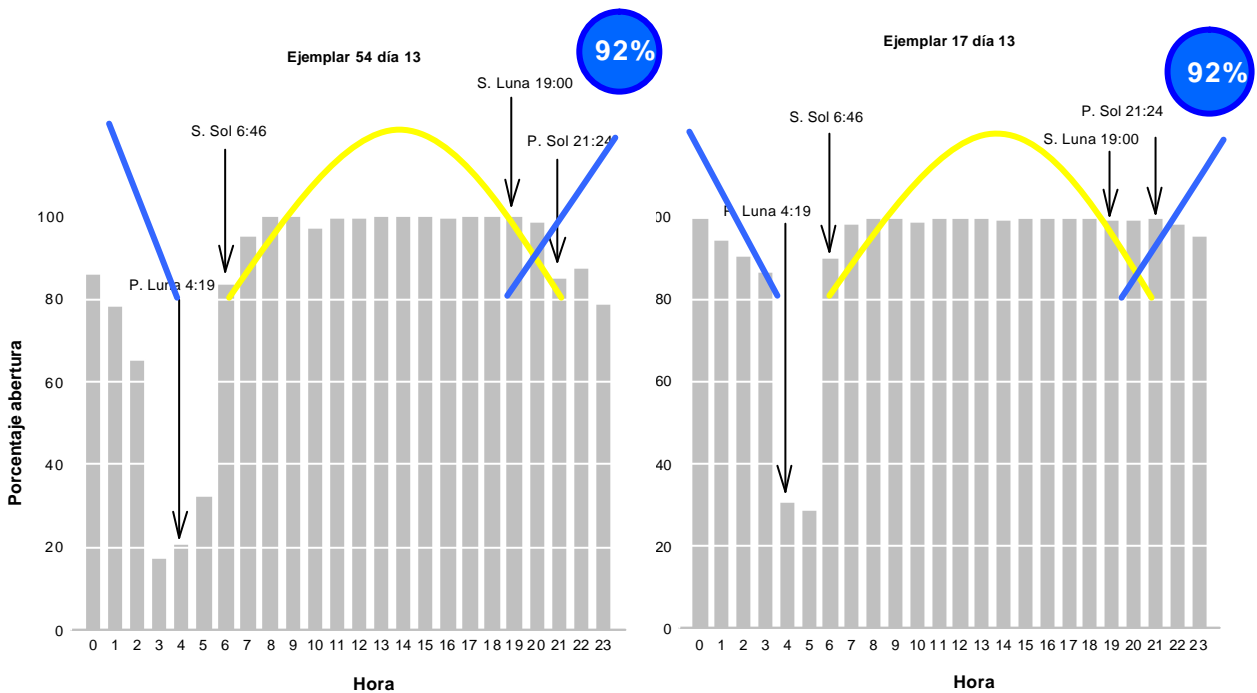


Figura 86. Ejemplos de la influencia de la luna en la apertura nocturna de las valvas cuando el disco está suficientemente iluminado.

Al igual que la pauta anterior, se trata de un modelo de comportamiento común, observado en 37 de los 49 días en los que la Luna estuvo iluminada = 50% (75,5% del total) (Tabla 43).

Tabla 43. Relación de días en los cuales los ejemplares mostraron la pauta 2.

Individuo	Días									Total
	23	24	25	26	27	28	29	30		
61										8

17	8	9	11	12	13	14	15	16	17	9
54	8	9	10	11	12	13	14	15	16	9
107	23	24	25							3
65	23	24	26	27	28	29	30	1		8
Total										37

Además del comportamiento cíclico mediado por la posición del Sol y la Luna y su grado de iluminación, durante algunos días también se han detectado comportamientos menos comunes que podrían considerarse irregulares o “anómalos” con respecto a los mencionados ciclos diarios. Estos comportamientos se pueden reunir en las restantes dos pautas claras.

PAUTA 3. Cierre diurno de las valvas.

Se trata de días en los cuales las valvas también se cierran por el día o no se abren completamente. Los casos de mayor alteración de la actividad coinciden con periodos de agitación considerable del mar y tormentas. Por ejemplo, los ejemplares 30 día 13 de julio del 99; 17 y 54 días 10 y 17 de julio del 2000; 14 días 3, 4 de agosto del 2000 y 65 días 25 a 27 de junio, 1 y 9 de julio de 2002 (Figura 87, ANEXO 2).

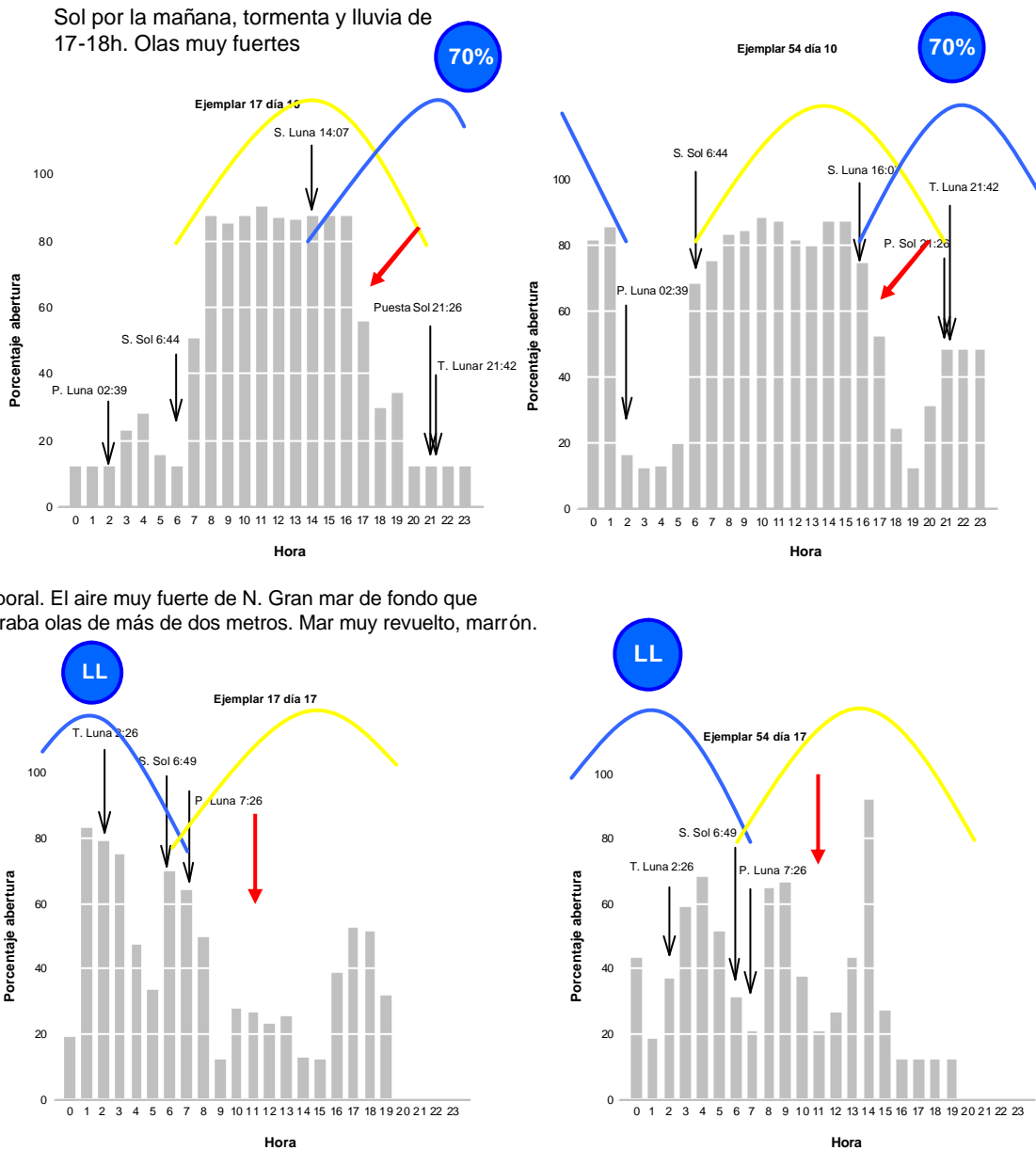
Esta pauta se observa en 36 de los 98 días de monitorización del conjunto de todos los individuos (36,7% del total) (Tabla 44).

Tabla 44. Relación de días en los cuales los ejemplares mostraron la pauta 3.

Individuo	Días										Total	
30	11	13									2	
60	17	18	19								3	
17	10	14	16	17							4	
54	10	11	12	16	17						5	
14	28	29	30	31	1	2	3	4			8	
136	29	30									2	
107	25										1	
65	24	25	26	27	29	30	1	6	7	8	9	11
Total												36

Sin embargo, la alteración de la actividad de las valvas durante el día no siempre coincide con periodos de oleaje y viceversa. Por ejemplo, el día 6 de agosto del 2002, el sistema registra una alteración importante de la actividad del ejemplar 65, sin que se observen valores importantes de oleaje a partir de los registros WANA. Igualmente, en otras fechas también existen cambios de comportamiento de menor envergadura durante el día, que no coinciden con periodos de importante agitación del mar. Además, entre los días 20 y 22 de octubre de 1999 se presentan los datos de altura significativa más altos de todos los periodos de monitorización, con un valor máximo de 2,5 m a las 21 horas del día 20 y un valor medio de 1,70 m (que ya de por sí es superior a cualquier otro valor registrado de altura significativa en otros periodos de monitorización), pero los cambios en el comportamiento del ejemplar 61 no se

producen de forma acorde con estos valores de oleaje. La dirección del oleaje, en torno a los 200° podría ser una explicación, por el efecto pantalla del Peñón de Ifach y Punta Estrella al mar del oeste. Sin embargo, en estos tres días el oleaje tuvo prácticamente la misma dirección y sólo se observa una alteración importante en el comportamiento del ejemplar estudiado el día 22, aunque en ese día no se dieron los valores más altos de altura significativa.



Temporal. El aire muy fuerte de N. Gran mar de fondo que generaba olas de más de dos metros. Mar muy revuelto, marrón.

Figura 87. Ejemplos de cierre de las valvas por el día durante periodos de fuerte oleaje en la bahía de Moraira. La flecha roja indica la zona horaria donde se detecta la anomalía respecto a los ciclos habituales.

En este sentido, durante todo el día 10 de julio de 2000, el modelo de los puntos WANA muestra un mar de altura significativa entre 0,8 y 1 m y de dirección principalmente sur, a la que está expuesta la Bahía de Moraira (ver apartado 2.1.1), (Tabla 46). Las observaciones *in situ* confirman la existencia

de olas de importancia considerable durante todo el día y de una tormenta con lluvia entre las 17 y las 18 h. El sistema registró un cierre prematuro de las valvas iniciado a las 17 h, coincidiendo con el momento de inicio de la tormenta y mucho antes de la puesta del Sol (Figura 87). Otra situación similar, aunque de menor envergadura, se registró el día 13 de julio de 1999 (ejemplar 30, ANEXO 2). El modelo WANA indica la existencia de olas de entre 0,4 y 0,6 m de Hs, de nuevo con dirección sur (Tabla 46). Las observaciones *in situ* indican que el tiempo y el estado del mar fueron empeorando a lo largo del día, hasta producirse una tormenta por la tarde. Una vez más, la actividad del individuo se alteró cuando se produjo la tormenta. Estas coincidencias indican que el comportamiento normal de los ejemplares puede verse alterado por la combinación entre un mayor hidrodinamismo y una disminución de irradiancia producida durante las tormentas, puesto que este último es el factor adicional más importante que se observa durante este periodo, respecto a otros con Hs similar y de igual dirección, en los cuales no se alteran las posiciones de las valvas de los individuos monitorizados. Este efecto combinado puede suponer una explicación para los otros periodos durante los que se observan cierres anómalos de las valvas que no coinciden con oleaje de gran importancia y los periodos en los cuales, a pesar de haber oleaje considerable, no se cierran las valvas.

PAUTA 4. Abertura nocturna de las valvas sin la presencia de la Luna iluminada en el cielo.

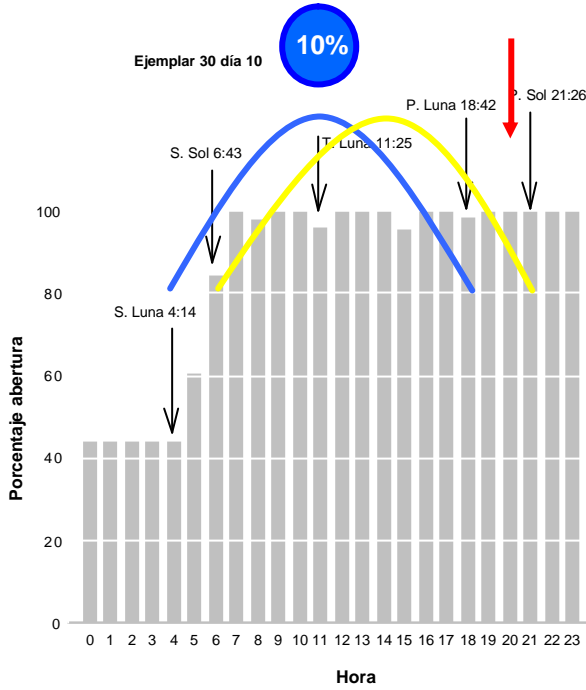
Se trata de periodos en los que algunos individuos abren las valvas por la noche aunque el disco lunar esté poco iluminado. En algunos casos, como el del ejemplar 71, la alteración del comportamiento ocurre inmediatamente después de la instalación del sistema, por lo que no se puede descartar que el estrés generado en el ejemplar durante la manipulación fuera la causa de este cambio en el comportamiento. Sin embargo, estas alteraciones se han observado también en otros individuos en momentos en los cuales no existía ninguna causa aparente para este comportamiento (Figura 88). Esta pauta puede deberse a múltiples causas, incluidas las necesidades puramente fisiológicas del individuo monitorizado y no se puede proponer una explicación clara con los datos de que se dispone en el presente estudio.

Esta es la pauta menos común de las cuatro y se ha observado solamente en 10 de los 98 días (10,2% del total) (Tabla 45).

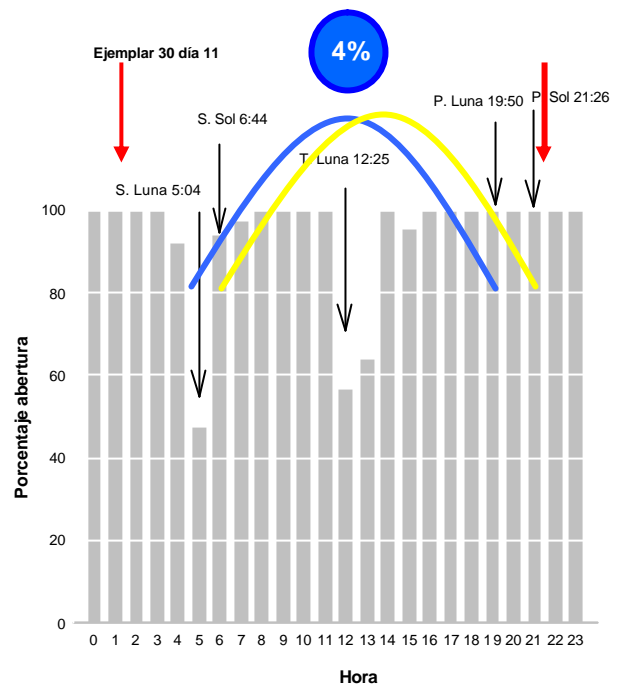
Tabla 45. Relación de días en los cuales los ejemplares mostraron la pauta 4.

Individuo	Días					Total
75	15	16	17			3
30	6	10	11	16	18	5
14	27	28				2
Total						10

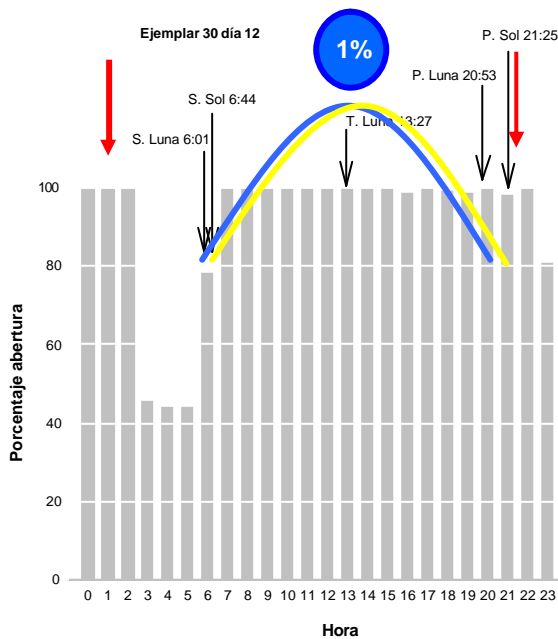
Mar algo movido, peor al acabar el día



Mar de fondo considerable, peor al avanzar el día



Nublado, sin mar de fondo



Se fue nublando según avanzaba el día, el mar fue empeorando también. Tormenta por la tarde

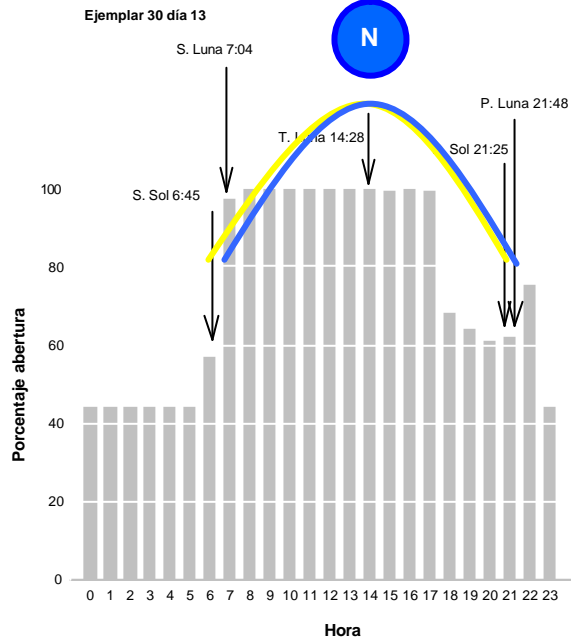


Figura 88. Ejemplos de abertura nocturna de las valvas en los que el grado de iluminación del disco lunar es muy inferior al 50 %. Las flechas indican los periodos en los cuales las valvas deberían permanecer cerradas, de acuerdo con las pautas 1 y 2 descritas en el texto.

Tabla 46. Altura significativa (Hs), periodo de pico (Tp) y orientación de los datos de salida del modelo Wana a los que se hace referencia en el texto.

Año	Mes	Día	Hora	Hs	Tp	Dirección
1999	7	13	0	0,6	4,7	192
1999	7	13	3	0,6	5,2	196
1999	7	13	6	0,6	5,7	194
1999	7	13	9	0,6	6,3	193
1999	7	13	12	0,6	8,4	193
1999	7	13	15	0,5	6,3	193
1999	7	13	18	0,4	5,7	193
1999	7	13	21	0,4	5,7	194
1999	10	20	0	0,7	4,7	204
1999	10	20	3	0,7	4,7	209
1999	10	20	6	1,4	5,2	202
1999	10	20	9	1,6	5,7	199
1999	10	20	12	1,6	6,3	199
1999	10	20	15	1,6	6,3	199
1999	10	20	18	2,3	6,9	201
1999	10	20	21	2,5	7,6	199
1999	10	21	0	1,6	7,6	204
1999	10	21	3	1,4	7,6	218
1999	10	21	6	1,4	3,9	252
1999	10	21	9	1,5	4,3	271
1999	10	21	12	0,8	7,6	231
1999	10	21	15	0,7	7,6	227
1999	10	21	18	0,9	4,3	213
1999	10	21	21	0,9	4,7	208
1999	10	22	0	1	4,7	207
1999	10	22	3	1	5,2	207
1999	10	22	6	1,1	5,2	208
1999	10	22	9	1,1	5,2	207
1999	10	22	12	1,5	5,7	205
1999	10	22	15	1,6	5,7	204
1999	10	22	18	1,6	6,3	203
1999	10	22	21	1,6	6,3	203
2000	7	10	0	0,5	4,3	112
2000	7	10	3	0,6	4,7	111
2000	7	10	6	1	3,2	165
2000	7	10	9	0,9	3,9	186
2000	7	10	12	0,8	4,7	191
2000	7	10	15	0,9	5,7	193
2000	7	10	18	1	7,6	185

2000	7	10	21	0,9	7,6	188
2000	7	17	0	1,2	5,2	82
2000	7	17	3	1,3	5,7	86
2000	7	17	6	1,2	7,6	100
2000	7	17	9	1,2	8,4	102
2000	7	17	12	1,2	7,6	99
2000	7	17	15	1,2	6,9	97
2000	7	17	18	1,1	6,9	92
2000	7	17	21	1	6,9	86
2000	8	3	0	0,3	3,9	127
2000	8	3	3	0,3	3,9	138
2000	8	3	6	0,2	3,9	141
2000	8	3	9	0,2	3,9	144
2000	8	3	12	0,3	3,9	122
2000	8	3	15	0,4	2,7	99
2000	8	3	18	0,3	2,9	77
2000	8	3	21	0,4	2,9	63
2000	8	4	0	0,7	3,9	39
2000	8	4	3	0,9	4,7	40
2000	8	4	6	0,9	5,7	41
2000	8	4	9	1	6,3	41
2000	8	4	12	1	5,7	44
2000	8	4	15	1	5,7	46
2000	8	4	18	0,7	6,3	55
2000	8	4	21	0,5	6,3	59
2002	6	25	0	1	3,9	43
2002	6	25	3	1	4,7	45
2002	6	25	6	0,7	5,7	62
2002	6	25	9	0,6	5,7	70
2002	6	25	12	0,9	4,3	59
2002	6	25	15	1,1	5,2	63
2002	6	25	18	1	6,9	82
2002	6	25	21	0,9	7,6	81
2002	6	26	0	0,8	7,6	87
2002	6	26	3	0,8	7,6	92
2002	6	26	6	0,7	7,6	103
2002	6	26	9	0,7	6,9	110
2002	6	26	12	1	7,6	110
2002	6	26	15	1,1	7,6	111
2002	6	26	18	0,9	6,9	110
2002	6	26	21	0,9	6,9	106
2002	6	27	0	1	6,9	113

2002	6	27	3	1	6,9	117
2002	6	27	6	0,9	6,9	114
2002	6	27	9	0,8	6,3	106
2002	6	27	12	0,7	5,7	106
2002	6	27	15	0,7	5,7	106
2002	6	27	18	0,6	5,7	112
2002	6	27	21	0,5	5,2	112
2002	7	1	0	0,7	4,7	93
2002	7	1	3	0,7	5,2	90
2002	7	1	6	0,9	5,2	79
2002	7	1	9	1,1	5,2	83
2002	7	1	12	1,2	7,6	94
2002	7	1	15	1,2	8,4	93
2002	7	1	18	1,1	8,4	100
2002	7	1	21	1	8,4	102
2002	7	6	0	0,6	5,7	124
2002	7	6	3	0,6	5,2	126
2002	7	6	6	0,5	5,2	117
2002	7	6	9	0,5	6,3	114
2002	7	6	12	0,5	5,7	103
2002	7	9	0	0,4	5,7	102
2002	7	9	3	0,4	5,7	103
2002	7	9	6	0,4	5,7	103
2002	7	9	9	0,3	5,2	104
2002	7	9	12	1	3,9	185
2002	7	9	15	1	4,3	189
2002	7	9	18	0,9	4,7	193
2002	7	9	21	0,9	4,7	194

Por lo tanto, en general se detecta una pauta cíclica en el grado de abertura de las valvas dependiente de la posición del Sol y la Luna, con tendencia a cerrarlas por la noche, pero modificada por la posición de la Luna cuando ésta tiene el disco suficientemente iluminado. Los días que coinciden con Luna nueva los ejemplares realizan las pautas de cierre nocturno de las valvas de forma precisa y repetitiva (Figura 85). Los ejemplos más interesantes de este comportamiento se dan en los individuos 61, 17, 54 y 65, donde se puede observar claramente una evolución en el grado de abertura de las valvas, modificada por el estado de iluminación y posición de la Luna según pasan los días y cambia su hora de salida y puesta, así como la iluminación del disco (ANEXO 2).

Aunque la actividad de las valvas sigue estrechamente la posición del Sol y la Luna, también es necesario valorar la posibilidad de que los astros estén influyendo sobre algún otro factor que actúe sobre los individuos. La producción

de oxígeno disminuye durante la noche dentro de la pradera y el descenso en la tensión de oxígeno podría ser el detonante del cierre de las valvas. Igualmente, se ha demostrado que la disponibilidad de alimento aumenta la actividad de las valvas de juveniles de *Crassostrea virginica* mantenidos en laboratorio (Higgins, 1980), por lo que la existencia de ciclos nictemerales en la disponibilidad de bento-plancton en las proximidades de la pradera (Torner, 1999), podrían influir en los ritmos de actividad de *Pinna nobilis*. En cualquier caso, la sincronización en las pautas de movimiento de las valvas puede ser fundamental para la supervivencia de las poblaciones, ya que, aunque no existen pruebas, características ecológicas tan importantes como la freza de los individuos de la población poseen la "herramienta" para ser realizadas de forma sincronizada, al igual que ocurre en muchos otros invertebrados (Giese y Pierse, 1974), con el consiguiente aumento en la probabilidad de fecundación.

En cualquier caso, son necesarios nuevos estudios para establecer de forma más exacta la importancia de cada factor considerado en las alteraciones del comportamiento de los individuos de *Pinna nobilis*. Además, el modelo WANA proporciona datos de oleaje próximos al Peñón de Ifach, que aunque se encuentra relativamente cerca, no tienen porqué coincidir exactamente con el oleaje que soportan los ejemplares monitorizados en la bahía de Moraira. En un futuro, la utilización de sensores de presión o currentímetros DOPPLER, como los utilizados por Granata et al. (2001), así como irradiómetros y trampas de sedimento dispuestos en las proximidades para estimar la resuspensión de material, etc., pueden servir para determinar si las alteraciones en el comportamiento durante los periodos de gran hidrodinamismo están producidas por una respuesta de los ejemplares al aumento del estrés mecánico producido por el oleaje cuando este supera un umbral, a un aumento en la turbidez como consecuencia de la considerable resuspensión del material depositado en el fondo, a los problemas derivados de la saturación de las branquias durante la respiración por el exceso de partículas resuspendidas por el oleaje, al propio efecto mecánico de las partículas más gruesas resuspendidas, a la disminución de la irradiancia por debajo de unos límites como consecuencia de las tormentas, o a distintas combinaciones de estos efectos. A este respecto, un aumento en la tasa de aducción de las valvas de la especie *Crassostrea virginica* ya fue mencionado por Nelson (1960) en condiciones de alta turbidez.

La instalación de sensores de concentración de O₂, tanto dentro como fuera de las valvas, también puede servir para determinar si existe relación entre la tensión de oxígeno del medio y del interior de las valvas, si durante los largos periodos con las valvas cerradas el ejemplar realiza un metabolismo anaeróbico y si las aberturas nocturnas cuando la luna no está suficientemente iluminada (pauta 4) tienen alguna relación con las necesidades de oxigenación del animal.

Además, el conocimiento en detalle de las propias alteraciones del comportamiento de los ejemplares de *Pinna nobilis* durante las tormentas resulta de gran interés, puesto que si los individuos tienden a reducir la APV, y a aumentar su número de movimientos durante los periodos de oleaje

importante, entonces en las zonas sometidas a un mayor hidrodinamismo los individuos tendrían menor capacidad de alimentación, por la relación entre la menor abertura de las valvas-menor filtración y mayor gasto energético, derivado de una mayor actividad y de las necesidades de expulsar los excesos de partículas filtradas. Las limitaciones en la capacidad de alimentación y el mayor gasto energético de los individuos de poblaciones situadas en zonas superficiales, sometidas a un mayor estrés hidrodinámico respecto a otras más profundas, podrían suponer una explicación a los reducidos tamaños máximos alcanzados por los ejemplares en estas cotas, que ha sido descrita en el apartado 3.3.4.

3.6 Morfometría dinámica de la concha.

3.6.1 Desarrollo de las hipótesis de trabajo.

Se ha considerado que existen tres aspectos fundamentales que pueden introducir variabilidad importante en las relaciones entre el tamaño de la concha y las distancias de las marcas del m.a.p. al ápice, en individuos pertenecientes a la misma población y rango batimétrico. En primer lugar, el hecho de que existan individuos con distintas formas de la concha dentro de la misma población (p.e. las formas *crassa* y *papyracea* descritas por Cihak y Dierl (1961)) puede suponer una importante fuente de variabilidad entre individuos de morfología diferente. En segundo lugar, algunos Pinnidae (entre los que se puede incluir a *Pinna nobilis*, obs. pers.) sufren un proceso de cambio morfológico de la concha con la edad, pasando de una forma aplanada en sección transversal de la zona anterior en individuos pequeños, a una forma cuadrada en los ejemplares más grandes (Carter, 1990). Este cambio morfológico con el crecimiento también puede introducir variaciones importantes entre las distancias de las marcas del m.a.p. a la parte anterior entre juveniles y adultos. En tercer lugar, la erosión anterior de la concha descrita en *P. carnea* por Yonge (1953), presente también en *P. nobilis*, produce un acortamiento del tamaño total de las valvas en la zona anterior, que puede ser variable entre individuos y, por lo tanto, introduce un error cuya magnitud resulta difícil de observar y cuantificar.

Para poder conocer la aportación de cada uno de estos tres aspectos a la variabilidad de las distancias del m.a.p. al ápice de la concha entre individuos, se han planteando una serie de hipótesis que se apoyan en las siguientes afirmaciones:

- 1.- El intervalo de deposición entre cada marca del m.a.p. es el mismo y corresponde con un periodo anual. Además, las marcas se generan tras un cambio en el ritmo de deposición del nácar en la concha (Richardson et al., 1999; 2004).
- 2.- El miostraco está presente en los registros de los músculos aductores (Taylor et al., 1969) y el registro más viejo del m.a.p. puede ser cubierto por nácar (nácar 2) y quedar oculto, pasando desapercibido en la superficie interna de las valvas (Richardson, 1999).
- 3.- Los ejemplares crecen migrando siempre en dirección posterior, por lo que las nuevas capas de carbonato cálcico siempre están ligeramente desplazadas en este sentido con respecto a las precedentes. Los *loculi*

observados en la parte más vieja de la impresión del músculo aductor anterior (m.a.a.) van ocultando esta impresión y demuestran que no existe crecimiento en dirección anterior de la concha, como ya observó Yonge (1953).

4.- A lo largo de la ontogenia de los animales se va erosionando la porción anterior de la concha, como ocurre en *Pinna carnea* (Yonge, 1953).

5.- *Pinna nobilis*, al igual que *P. carnea*, posee una elevada capacidad de reconstrucción de la concha, incluso de la parte anterior, de forma que puede sobrevivir reconstruyendo, al menos parcialmente, dicha zona tras haber perdido parte del m.a.a. por una agresión.

6.- Los distintos ejemplares no sufren una erosión anterior de igual magnitud. Su variación depende de factores ambientales (granulometría del sustrato, profundidad, características hidrodinámicas de la zona de implantación, etc.).

Teniendo en cuenta los 6 puntos anteriores, las hipótesis planteadas han sido las siguientes (García-March y Márquez-Aliaga, *en prep.*):

A) Hipótesis relacionadas con las posiciones de las marcas del m.a.p.:

1.- El acortamiento de la concha producido por la erosión anterior durante la ontogenia de los individuos implica que los ejemplares más viejos deben tener las marcas más viejas del m.a.p. más cerca del ápice que los jóvenes.

2.- Dado que la marca más vieja del m.a.p. de los individuos jóvenes aparece a menudo a una distancia mucho más corta que la más vieja de los adultos, esta última podría no corresponder con ninguna de las que se pueden observar en un juvenil, lo que estaría indicando que en adultos el nácar 2 ha ocultado un número importante de marcas del m.a.p.

3.- Puesto que el miostraco cubre las marcas del m.a.p. y las marcas más viejas son cubiertas a su vez por el nácar 2, puede existir algún tipo de registro interno, relacionado con el miostraco, que señale las posiciones de las marcas que ya no son visibles externamente y que podría ponerse de manifiesto mediante el estudio de cortes radiales de la concha a nivel del m.a.p.

B) Hipótesis relacionadas con la erosión anterior y neoformación de las valvas:

1.- Si se admiten procesos de erosión anterior importantes, la concha de los individuos adultos más erosionados debería ser cada vez más

redondeada y achatada en el ápice anterior. Si estos ejemplares mantienen la forma puntiaguda de la concha es porque deben de estar realizando algún tipo de **neoformación** de las valvas, que les permite mantener su forma triangular original.

2.- Para que la neoformación pueda llevarse a cabo sería necesario que los ejemplares clonaran en la superficie interna las estructuras de las valvas durante la migración posterior de la parte blanda y que la erosión eliminara las partes viejas de la concha.

3.- La neoformación podría ser el mecanismo utilizado para realizar el cambio morfológico de la concha durante la ontogenia de los individuos.

Como punto preliminar para realizar una valoración de la magnitud de la erosión anterior, se ha realizado un estudio comparado de las posiciones del m.a.p. de los 24 ejemplares de la Tabla 47, recogidos todos ellos en la población de Moraira, en el rango batimétrico de 11 a 15 m de profundidad. Además, se ha realizado una aproximación que consiste en considerar a todos los ejemplares pertenecientes a la misma cohorte. Bajo este supuesto, todos los individuos deberían seguir una pauta de crecimiento y de deposición de las marcas del m.a.p. similar, según los parámetros de una hipotética ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy de pendiente e^{kt} . Por lo tanto, la variabilidad observada en las posiciones del m.a.p. entre individuos estaría causada principalmente por las diferencias de erosión anterior y debería ser posible evaluar su importancia, si se encajan entre sí todas las marcas sumando un valor constante a cada grupo individual, que sería equivalente al valor de la erosión de cada individuo. Aplicando este criterio, se ha conseguido una estructura de posiciones del m.a.p. mucho menos variable que la original, siendo posible correlacionar todos los individuos entre sí (Tabla 48), poniendo en evidencia los supuestos extremos de erosión. Se ha seleccionado el ejemplar 1M, como individuo poco erosionado y el 11M, como espécimen muy erosionado. Las valvas de ambos han sido utilizadas para el estudio microestructural de las marcas del m.a.p. y la localización de señales del miostraco ocultas por el nácar 2. Se han utilizado únicamente los extremos, puesto que en estos individuos es donde las diferencias producidas por la erosión deberían hacerse más evidentes y, por lo tanto, deberían resaltar por encima de los valores reales de variabilidad individual, diferencias de cohorte, etc.

Tabla 47. Posiciones del músculo aductor posterior (m.a.p.) (distancias al ápice en cm) de 24 valvas de ejemplares muertos recogidos durante los distintos muestreos en la población de Moraira en el rango batimétrico entre 11 y 15 m de profundidad. La segunda columna corresponde con los tamaños reales de los individuos.

1M	184	2M	3M	4M	5M	6M	7M	8M	9M	10M	11M	12M	13M	29	52	14M	15M	16M	17M	18M	1	44	19M
59,5	59,1	44,7	57	50,8	56	46,6	47,3	46,6	60	45,6	46,5	45	50,8	45	60,2	44,1	54	50,4	54,5	51	56,6	54,5	53,4
28,8	26,9	23,6	26,7	26,4	25,3	23,3	23,6	19,9	24,7	21,4	22,7	21,2	25,2	20,6	26,9	22,8	26,5	23,9	26,4	25,4	28,1	25,3	23
28,6	26,7	23,3	26,2	26,1	25	22,8	23,1	19,5	24,5	20,6	22,5	20,1	24,9	20,3	26,7	22,7	26	23,6	26	25,2	27,7	25	22,7
28,4	26,2	22,8	25,9	25,7	24,6	22,5	22,7	19,2	24,2	19,7	22,2	18,3	24,5	19,9	26,2	22,4	25,6	23,3	25,6	24,9	27,3	24,8	22,4
28,1	25,8	22,3	25,6	25,4	24,2	21,8	22,1	18,7	24	19,2	21,7	17,4	24,1	19,5	25,7	21,8	25,3	23,1	24,9	24,6	26,8	24,4	21,7
27,8	25,5	21,7	25,1	24,8	23,9	21,4	21,6	18,3	23,8	18,2	21,4		23,5	19,1	25,3	21,3	25	22,9	24,5	24,2	26,4	24	20,8
27,2	25,2	21,3	24,2	24,3	23,5	20,7	21	18	23,3	17,4	21,1		22,4	18,7	24,8	20,8	24,8	22,7	23,9	23,9	25,8	23,3	20,1
26,7	24,8	20,9	23,2	23,9	22,9	19,7	19,6	17,1	22,5	16,6	20,7		21,9	17,4	24,4	20,3	24,2	22,3	23,1	23,6	25,5	22,8	19,4
26	24,3	20,2	21	23,4	22,2	18,9	17,8	16,1	21,8	15,2	20,2		21,7	16,6	24	19,8	23,7	22	22,4	22,9	25	22,4	18,8
25,6	24	19	19,6	22,8	21,7	17,7			21,3	13,4	19,4		21,3	15,5	23,4	19	23,4	21,7	21,9	22,2	24,5	21,7	17,9
25,3	23,6	17,2	18	22	21,1				20,9		19		20,7	13,9	22,8	18,4	22,9	21,4	20,7	21,6	23,9	21	16,6
25	23,1	15,7		21,2	20,6				20,3		18,5		20	12	22,3	17,7	22,4	21	19,1	20,9	23,2	20,1	15
24,8	22	13,4		20,7	20,1				19,5		17,6		19,2		21,2	16,3	21,5	20,5		20,3	22,4	19,5	13
24	20,7			19,7	19,3				19		16,4		17,8		19,6	14,5	20,7	19,9		19,6	21,3	18,7	
23,3	19,4			17,7	18,6				18,2		15,3				18,4		19,8	19,6		18,9	20,3	17,1	
22,7	17,9				17,6				17,3								18,6	19,2		17,8	18,8	15,7	
21,5	16,7				16,4				16,7								17,1	18,7		16,4	17		
20,8					15,2				14,1								15,5	18,3		14,9	15,4		
18,2									12,5									17,2		13,7			
																		16,3					

Tabla 48. Posiciones del m.a.p. de los individuos de la tabla 47 tras añadirles el valor hipotético correspondiente a la erosión anterior. La franja verde indica el valor teórico de la distancia mínima al ápice anterior de todos los individuos. Los huecos en las casillas inferiores de cada columna serían marcas que no son visibles externamente porque han sido ocultadas por nácar 2. Los valores de la segunda fila representan el valor de la erosión de cada valva, mientras que los de la tercera representan el tamaño total de los individuos. Las columnas coloreadas corresponden con las distancias de las marcas del m.a.p. al ápice de los ejemplares seleccionados para estudiar sus registros internos al nivel del m.a.p. Los interrogantes indican saltos muy claros en las posiciones de las marcas del m.a.p. donde se ha supuesto que debería observarse una marca que no se ha registrado por alguna razón desconocida.

1M	184	2M	3M	4M	5M	6M	7M	8M	9M	10M	11M	12M	13M	29	52	14M	15M	16M	17M	18M	1	44	19M
1,5	3,4	4	0	2,8	5	3,8	3,2	7,8	5,5	5,5	6,5	1,5	4	6,5	1,9	5,5	3,5	7,3	1,5	4,7	1,5	4,5	5
59,5	59	44,7	57	50,8	56	46,6	47,3	46,6	60	45,6	46,5	45	50,8	45	60	44,1	54	50,4	54,5	51	56,6	54,5	53,4
																		31,2					
																		30,9					
																		30,6					
																		30,4					
																		30,2					
																		30					
																		30	29,6			30,1	
																		29,5	29,3			29,9	29,8
																		29,1	29			29,6	29,5
																		29,2	29			29,3	29,3
																		28,8	28,3			28,9	28,9
																		28,6	28,3			28,8	28,8
																		28,5	28,3			28,9	28,9
																		28,1	28,3			28,6	28,5
																		27,6	27,9			27,8	27,8
																		27,5	27,8			27,9	27,7
																		27,1	27,2			27,5	27,4
																		26,4	26,8			26,9	26,9
																		26,4	26,7			26,4	26,4
																		25,9	26,3			26,3	26,3
																		25,7	26,3			26,9	26,9
																		25,7	26			26,5	26,5
																		25,3	25,9			26,4	26,2
																		25,3	25,3			26	26,2
																		25,3	25,3			25,6	25,8
																		25,3	25,3			26	26,2
																		24,7	24,7			25,4	25,1
																		24,7	24,7			25	25,1
																		24,5	24,5			24,6	24,4
																		24	23,6			24,6	24,4
																		24	23,6			23,9	23,8
																		23	23,3			23,4	22,9
																		22,8	22,9			22,5	22,9
																		22,2	22,1			22,2	22,9
																		21,6	21,8			21,1	21,6
																		21,6	21,8			21,8	21,6
																		20,4	20,3			20,6	20,6
																		20	20,6			20,2	20
																		18,5	19			18,4	18
																		18	18,9			18,5	18
																		17,4				16,9	

3.6.2 Expresión interna de las marcas del músculo aductor posterior.

Los cortes radiales de la concha, a lo largo de las marcas del m.a.p., muestran que el miostraco forma una lámina delgada situada en la zona de implantación del músculo, que se encuentra embebida entre dos capas de nácar en la porción anterior de la concha y no posee ninguna estructura suficientemente clara que señale las posiciones de las marcas en la superficie de la concha. Sin embargo, en la Figura 89 se puede observar como existe un registro muy claro y uniforme en la interfase entre la calcita y el nácar, que se repite regularmente al nivel de las marcas externas del músculo en todos los individuos.

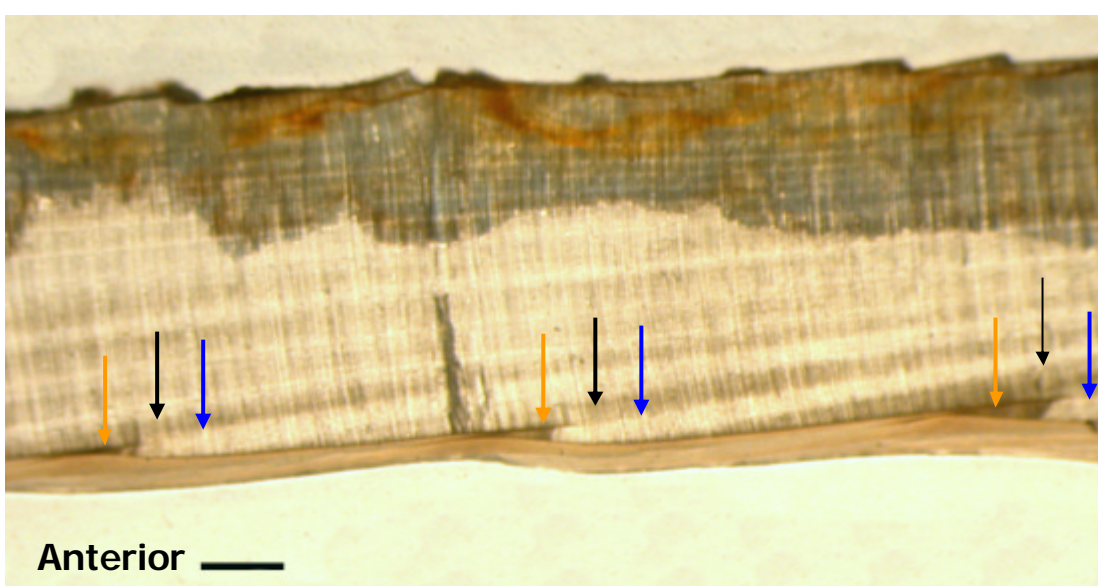


Figura 89. Típico registro interno de la concha de *Pinna nobilis* al nivel de las marcas del m.a.p. Flechas naranjas, cuña de nácar. Flechas negras, franja oscura de calcita. Flechas azules, franja clara de calcita. Ver texto para su descripción en detalle. Escala 1 mm. Iluminación diascópica.

Cada registro está formado por una cuña de nácar que se “introduce” dentro de la calcita en dirección posterior y por dos franjas de calcita que también se dirigen en dirección posterior, cuya tonalidad varía dependiendo del tipo de iluminación. En lámina delgada, con iluminación diascópica, la marca más oscura es la que se inicia sobre la cuña de nácar, mientras que con iluminación episcópica, esta misma marca tiene una tonalidad más clara que la otra. En el presente texto, cuando se hable de franja clara y oscura se hará referencia a la apariencia de las franjas con iluminación diascópica. Como se ha mencionado, la franja oscura se sitúa sobre la cuña de aragonito, mientras que la clara se inicia inmediatamente después de esta, produciendo un abultamiento que luego se reduce rápidamente hacia la zona posterior. Las cuñas de aragonito no se localizan a lo largo de toda la sección de la concha de los ejemplares de *Pinna nobilis*, sino que en las proximidades de la porción anterior se hacen cada vez menos evidentes hasta que

dejan de observarse. No obstante, las franjas de prismas siguen marcando las posiciones de los registros cuando el animal era más joven, como se puede observar en la Figura 90 y la tabla 49.

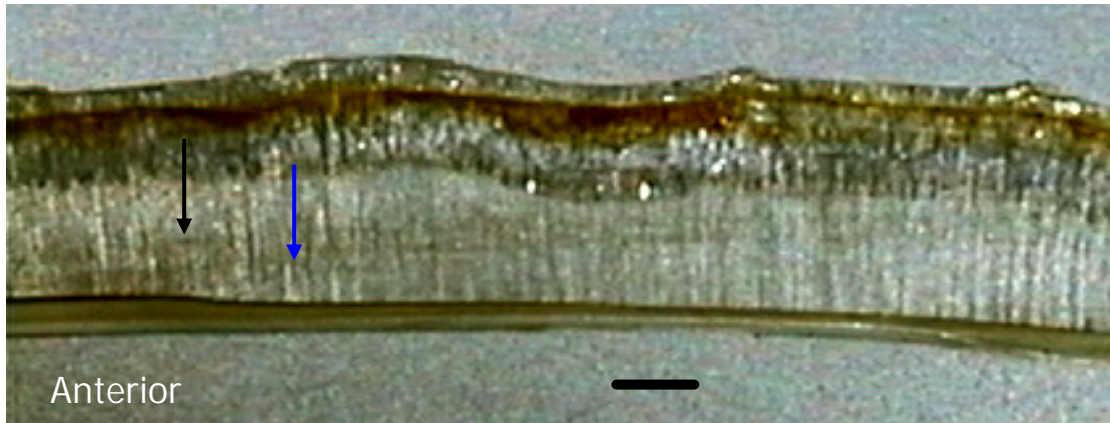


Figura 90. Lámina delgada donde se puede observar el registro interno sin cuña de aragonito. Flecha negra, franja oscura. Flecha azul, franja clara. Escala 1 mm.

Tabla 49. Distancias al ápice de las marcas curvas del músculo aductor posterior (m.a.p.) y de los registros internos (y marcas rectas) de los ejemplares seccionados al nivel del m.a.p. Se ha tratado de encajar entre sí las posiciones m.a.p. y del registro interno. NR. Número de registros. La edad es igual al número de registros más 1, excepto en el caso del registro interno del ejemplar 231, donde no se han registrado 3 marcas internas. Ver texto para más detalles.

	24M	24M	22M	22M	23M	23M	21M	21M	20M	20M	231	231	11M	11M	1M	1M	BLT39M	BLT39M
	14,2	14,6	15,4	¿?***	19	19,8	16,4	16,8		19,2		25,5		21,1				27,5
	11,8	12,2	14,5	14,9	17,9	18,4	14,8	15,8	18,7	19	25,2	25,3		21,1		26,8		27,4
	9,6	9,9	13	13,3	16,2	16,7	13,5	14,3	18,3	18,5	25	25,1		21,1		26,8	27	27,2
			10,6	11	14,8	15		13,6	17,8			24,7	20,6	21,1		26,8	26,7	26,9
					12,7	13,1	11,8	12,5	17,4	17,5	24,4	24,5	20,4			26,8		26,8
						10,1		10,3		16,6		24,3	20,1	20,5		26,6	26,3	26,6
						9		8,2	15,6	15,9	23,9	24,1	19,6	20,2	26	26,3	26,1	26,3
								5,1	15,2	15,3	23,6	23,9	19,4	19,8	25,8		25,7	25,9
									14,2	14,6	23	23,4	19	19,5	25,6	25,8	25,3	
									13	13,5	22,3	22,5	18,6	19	25,3		25,1	25,4
									11,9	12,3	21,6	21,9	18,1	18,6	24,9	25,3	24,9	25,2
									10	10,3	20,9	21,1	17,5	17,9	24,3	24,7	24,6	24,7
									8,1		19,9	20,1	16,9	17,4	23,9	24,2	24	24,2
											19	19,2	16,4	16,8	23,2	23,6	23,7	
											17,5	17,6	15,5	16	22,8	23	23,3	23,4
											16,1		14,2	14,8	22,4			23,1
												15,7	13,2	13,5	22,1		22,4	22,4
												14,5		12,7	21,9	22,1	21,2	21,5
												12,4		11	21,2	21,5	20,2	20,6
														9,9	20,4	20,8	19,3	19,5
12														8	19,9		18,5	18,8
														5,3*	18,6	19,6	17,4	17,9
															16,9	18,1	16,5	16,9
*															15,2	16,1	15,4	15,8
**																14,6	13,9	14,4
																12,7	12,1	12,4
																11,7		10,9
																9,6		8,8
																		7,8
NR	3	3	4	4	5	6-7	4	7-8	10	12	12-13	18	14	21	18	22	22	27-28
Edad	4	4	5	5	6	7-8	5	8-9	11	13	13-14	21	15	22	19	23	23	28-29

3.6.3 Registro interno y externo de las secciones a lo largo de las marcas del músculo aductor posterior.

Un aspecto interesante, observado en los registros internos/externos de los nueve ejemplares utilizados para este estudio, es que las marcas del m.a.p. no coinciden exactamente en posición con el registro interno y sólo las marcas más viejas, correspondientes a los primeros años de vida de los individuos, mantienen algún tipo de relación con este registro. Este aspecto será abordado con mayor detalle en el próximo apartado. Las posiciones de las marcas del m.a.p. y del registro interno a las que se hace referencia en el texto se encuentran en la Tabla 49.

El ejemplar 24M presenta tan solo tres marcas internas sin cuña de nácar y tres marcas externas, siendo el espécimen con menor número de registros de todos los estudiados, lo que coincide con la hipótesis de que se trataba del más joven. Por su parte, los cortes de los individuos 22 y 23M, fragmentos anteriores de ejemplares de pequeño tamaño, indican que se trata de dos estadios consecutivos de crecimiento posteriores al estado del ejemplar 24M. En el ejemplar 22M se observan dos marcas con cuña de aragonito y otras dos sin ésta, todas visibles en la superficie de la concha (la posición exacta de la marca más nueva no se conoce porque el fragmento está roto antes de su inicio), mientras que en el ejemplar 23M se distinguen dos marcas sin cuña de nácar con una evidente franja de calcita cada una, que ya han sido cubiertas por el aragonito de segunda generación y que no se observan externamente, lo que demuestra que las marcas más viejas son cubiertas pocos años después de haberse generado y que se ocultan con mucha facilidad. No se puede obtener mucha más información a partir de su comparación con el resto de individuos, puesto que proceden de poblaciones distintas y pueden seguir pautas de deposición de las marcas diferentes al resto de ejemplares.

La característica más significativa del ejemplar 21M es que externamente sólo se observan cuatro marcas curvas, mientras que internamente se detectan entre siete y ocho registros. La mayoría de ellos se presentan solamente como una franja de calcita, observándose un registro con cuña entre otros dos sin esta. Se trata, por lo tanto, de un individuo en un estado de desarrollo posterior al que aparentaba en un principio por el número de marcas del m.a.p., siendo de hecho probablemente posterior al del 23M. La corta distancia al ápice de las marcas más viejas del registro interno indicaría una considerable erosión anterior, mientras que la poca correlación entre las marcas del m.a.p. y el registro interno muestra que en este ejemplar ambos tipos de marcas han seguido pautas de deposición considerablemente distintas.

La observación de los registros internos del ejemplar 20M demuestra que ha habido muy poco recubrimiento de nácar sobre las marcas del m.a.p., tal y como

se había supuesto. Además, presenta claros ejemplos de formación de marcas curvas externas que no tienen ninguna relación con la deposición de las marcas internas, ya que existen algunos saltos entre ambas.

El aspecto más relevante del ejemplar 231 es que las marcas internas con cuña se dejan de observar muy pronto, aunque las franjas de calcita pueden verse señalando ocho posiciones más, cuatro de ellas con claro registro externo, lo que puede indicar que en este individuo el registro interno se ha realizado de una forma menos marcada de lo habitual. Además, no se observa externamente ninguna marca correspondiente a los registros internos que ya han sido cubiertos por nácar 2, lo que indica que las señales producidas por las franjas de calcita sin cuña de nácar se ocultan con relativa facilidad.

Las marcas del individuo 11M confirman un alto grado de recubrimiento de los registros externos, ya que se oculta incluso una marca con cuña, así como una considerable erosión anterior, reflejada en la corta distancia de la marca interna más vieja observada, lo que en conjunto confirma la hipótesis de que se trataría de un ejemplar muy erosionado anteriormente. Asimismo, resulta de gran interés la observación de cuatro registros internos que se han depositado unos sobre otros, más allá de la última marca curva, así como la falta de correlación de las posiciones relativas de las marcas curvas con los registros internos más nuevos.

Las marcas internas del ejemplar 1M son muy similares a las observadas en el individuo 11M, puesto que también se observa como cuatro o cinco de los registros más nuevos se han depositado uno sobre otro en una posición más posterior que la última marca curva. Sin embargo, la diferencia más importante es que el registro interno más viejo se encuentra a 9,6 cm del ápice, lo que, junto con el menor recubrimiento de las marcas externas, indica que la erosión anterior es mucho menos fuerte que en el ejemplar 11M, tal y como se había supuesto a partir de la comparación entre las marcas externas del m.a.p.

Los registros del ejemplar BLT39M, estudiados para observar la respuesta de la deposición de capas tras una agresión anterior y su posterior reconstrucción, también resultan muy significativos. En primer lugar, se observan 11 marcas cubiertas por nácar de segunda generación (nácar 2), un valor muy superior al del resto de valvas. A modo de ejemplo, el segundo ejemplar con más marcas cubiertas, el 11M, sólo tiene seis marcas cubiertas por el nácar de segunda generación. Por lo tanto, en el individuo BLT39M ha habido una producción de nácar 2 mucho mayor de lo habitual, probablemente ligada a la necesidad de una acelerada migración posterior de la parte blanda para realizar la reconstrucción de la concha. Además, la descamación de la calcita en la zona anterior es tan importante que al menos una franja de calcita ha quedado partida por la mitad, sin que sea posible detectar la posición de su comienzo anterior. Por otra parte, a pesar del alto grado de recubrimiento de nácar 2, por encima de las marcas

externas, ninguna marca con cuña ha dejado de observarse en la cara interna de la concha, lo que parece indicar que están suficientemente resaltadas como para que no se oculten fácilmente.

3.6.4 Correlación entre los registros internos y externos de la concha.

Como se ha avanzado en el apartado anterior, los registros internos y las marcas curvas del m.a.p. sólo coinciden en los más viejos y únicamente en los valores de la distancia de los espacios entre ellas. Por el contrario, el origen de los registros internos coincide en posición con unas señales rectas que se pueden observar muy cerca de las marcas curvas, por lo general en una posición ligeramente desplazada en dirección posterior respecto a ellas (Figura 91). Estas señales rectas se presentan como un ligero abultamiento de la superficie interna de la concha, que a veces está menos marcado que el de las marcas curvas del m.a.p. y por tanto resulta más difícil de detectar externamente.

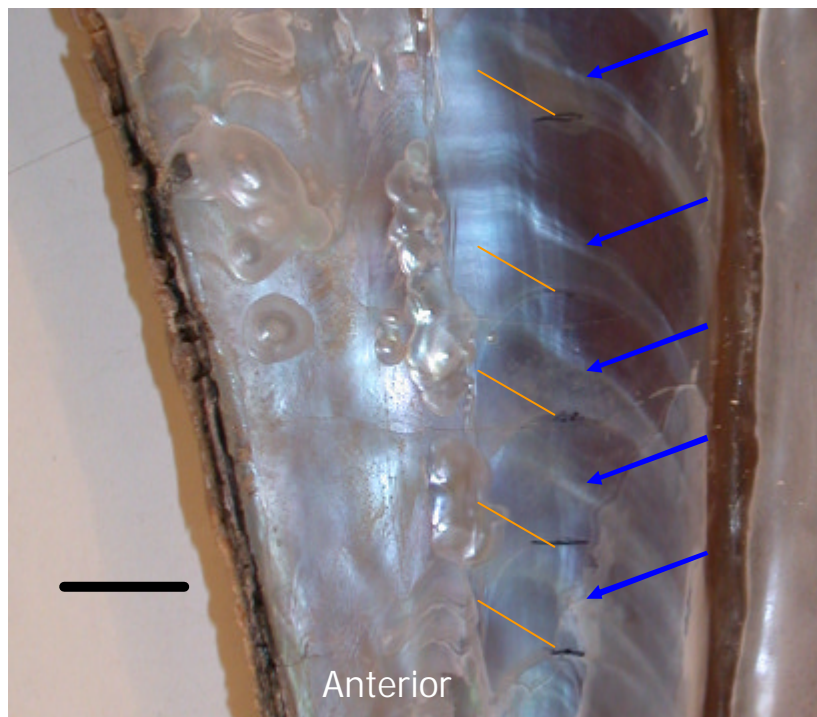


Figura 91. Ejemplo de la posición de las marcas rectas y curvas más viejas en la cara interna de la concha. La flecha azul señala las marcas rectas y la flecha naranja las curvas del m.a.p. Puede observarse como las marcas rectas y del m.a.p. están emparejadas al principio. Escala 10 mm.

La posición del registro interno coincide siempre con las señales rectas, a excepción de las más viejas, que han sido cubiertas por nácar 2 y no se ven externamente y algunos de los registros más nuevos de los ejemplares más viejos, que tampoco se observan en la superficie de la concha. Como se ha indicado

anteriormente, en los ejemplares 1M y 11M, entre cuatro y cinco de los registros internos más nuevos no se pueden distinguir externamente (Figura 92) Tabla 49.

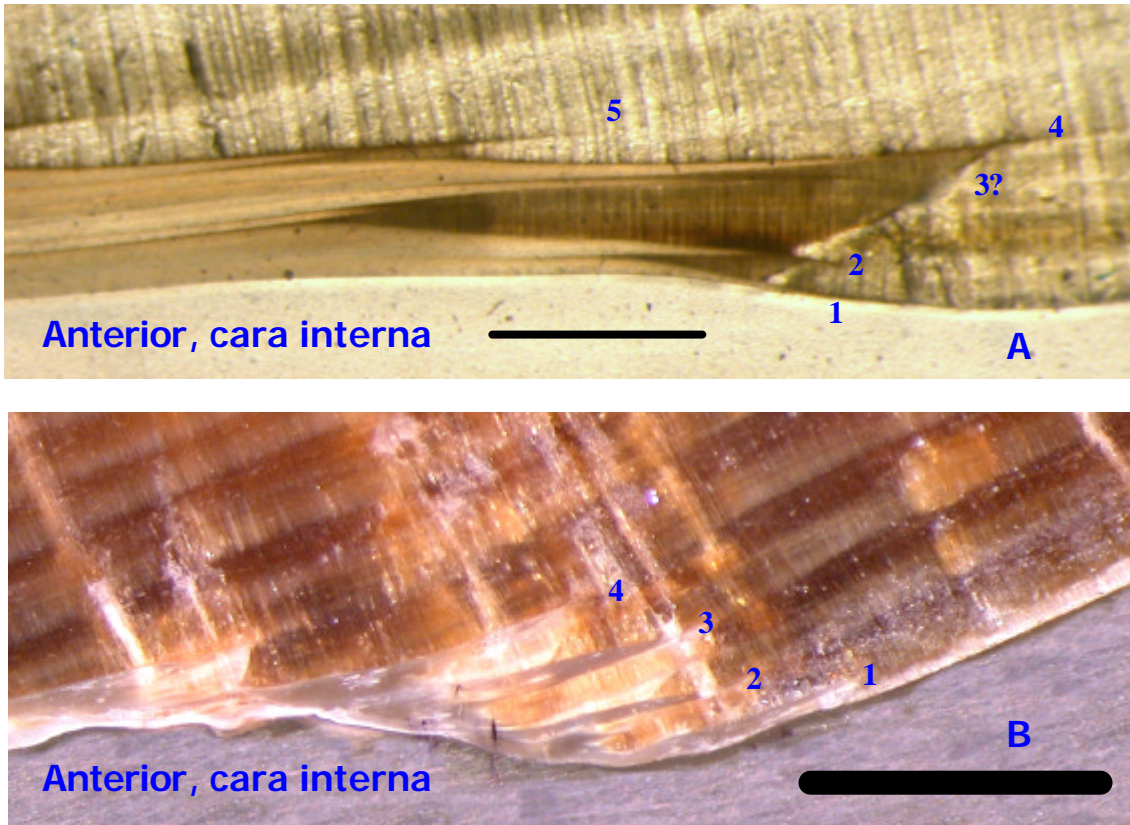


Figura 92. Cortes de la interfase entre calcita y aragonito de los ejemplares 1M (A) y 11M (B), donde se puede observar como entre 4 y 5 cuñas de nácar están superpuestas unas a otras y el abultamiento producido en la cara interna no permite distinguir su número. Los números marcan la posición de las cuñas de nácar. A, escala 1 mm (iluminación diascópica). B, escala 3,5 mm (iluminación episcópica).

Además, en los adultos las señales rectas externas y las marcas curvas más nuevas están muy próximas entre sí y se confunden entre ellas, por lo que en la mayoría de los casos no se pueden establecer las posiciones exactas de las señales rectas más nuevas, a partir de la observación de la superficie de la cara interna de las valvas (Figura 93).

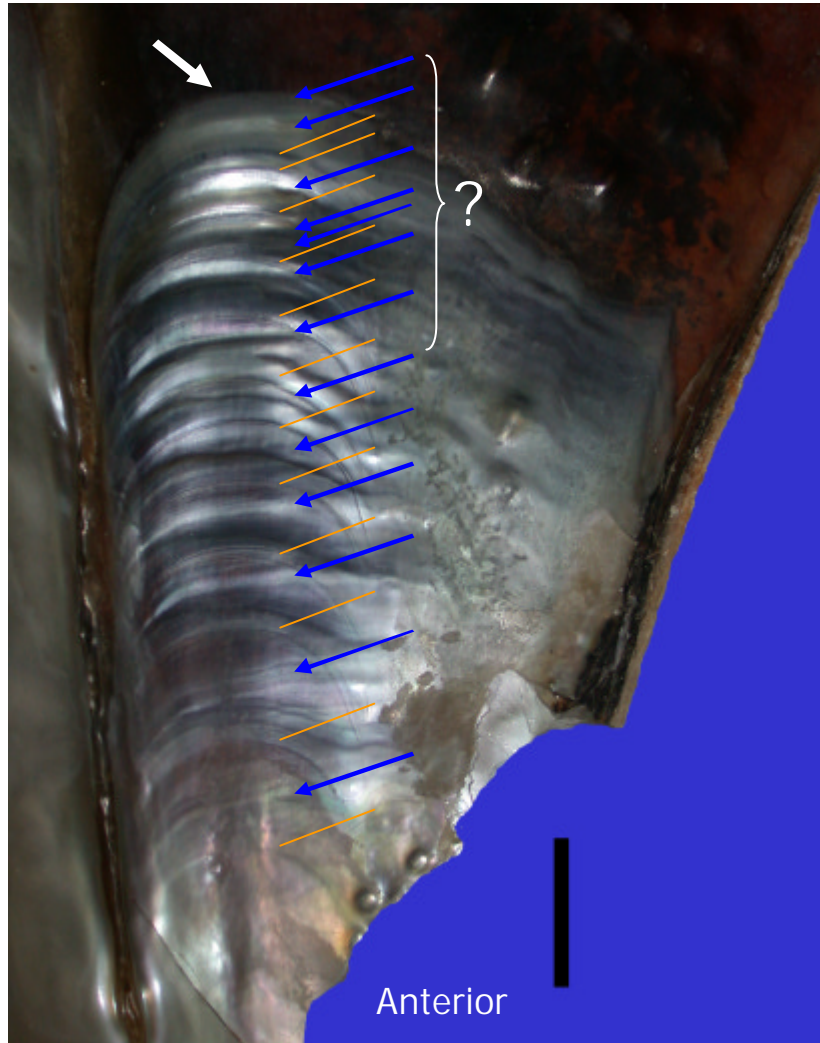


Figura 93. Posición de las señales rectas y marcas curvas a lo largo de todo el registro de la cara interna de la valva izquierda del ejemplar 231. El interrogante indica la zona donde las marcas rectas y curvas se confunden entre sí. Las flechas naranjas señalan la posición aproximada de las marcas curvas y las azules la de las rectas. La flecha blanca señala la interfase entre la calcita y el aragonito (nácar). Escala 20 mm.

3.6.5 Pautas de formación de los registros de la concha.

La posición de los registros internos, que coincide con las señales rectas visibles externamente, la forma de las líneas rectas, que es idéntica a la que posee el límite entre las dos formas de carbonato cálcico en cada ejemplar estudiado, así como las observaciones de la estructura, posición de las franjas de calcita y cuñas de nácar en las marcas más nuevas, demuestran en primer lugar que cada uno de los registros internos se forma en la interfase entre la calcita y el aragonito en la porción medio dorsal de la valva (Figura 93), en segundo lugar que el abultamiento producido por la franja clara de calcita es el responsable de la formación de la señal recta visible externamente y en tercer lugar que las lenguas

de nácar que cubren la calcita son las que constituirán las futuras cuñas, cuando queden embebidas en esta.

Dodd (1964), también observó cuñas de aragonito que se introducen en la calcita en ejemplares de *Mytilus californianus*, aunque a diferencia de *Pinna nobilis*, estas se dirigen en dirección anterior (Figura 94).

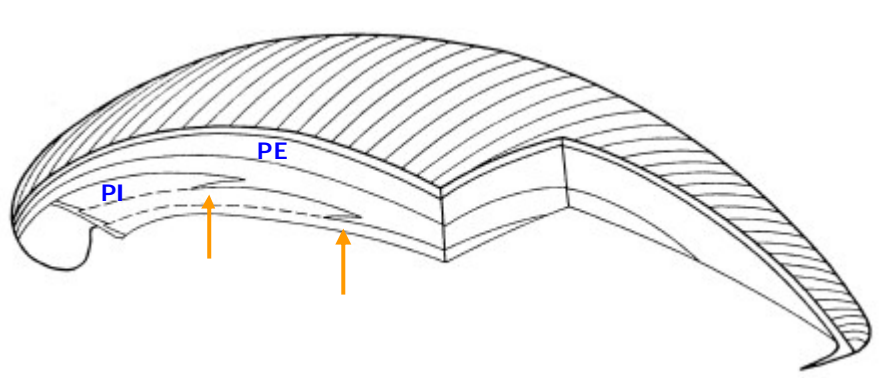


Figura 94. Corte radial de la concha de *Mytilus californianus*. N, nácar. PE, capa prismática externa. PI, capa prismática interna. Las flechas naranjas marcan las cuñas de aragonito embebidas entre la calcita. Modificado de Dodd (1964).

Cada uno de estos registros internos es consecuencia de cambios estacionales en la velocidad de deposición de las distintas formas del carbonato cálcico. En *Mytilus californianus*, el aragonito crece a mayor velocidad en verano, cuando las temperaturas son altas y cubre anteriormente la calcita, mientras que en invierno la calcita cubre de nuevo al aragonito dejando una cuña de nácar en su interior. Por lo tanto, contando el número de cuñas se puede obtener una estimación aproximada de la edad del individuo. De forma similar, cada registro interno observado en los ejemplares de *Pinna nobilis* se correspondería con un cambio en las tasas de deposición estacional de los distintos tipos de cristales, aunque sería necesario realizar experimentos en condiciones controladas para determinar de forma precisa las causas de los cambios en los ritmos de deposición de estos materiales. En cualquier caso, la simple observación *in situ* de ejemplares vivos de la especie revela que el crecimiento de la calcita se produce en primavera-verano, ya que en este periodo puede observarse como se generan nuevas líneas de espinas en la zona posterior de las valvas. Por lo tanto, al contrario que en *M. californianus*, en *P. nobilis* la calcita cubriría la lengua de aragonito en los periodos estivales. Esta observación coincide con las descripciones de Richardson et al. (2004) en ejemplares de *P. nobilis* recogidos en el mar Adriático, que muestran como las marcas curvas del m.a.p., de componente aragonítico, son generadas cuando las temperaturas del agua son mínimas, en invierno o principios de primavera.

En los individuos vivos, el m.a.p. siempre se encuentra en posición más anterior que la interfase entre la calcita y el nácar, donde se están generando los

registros internos. De hecho, en los cortes de lámina delgada del ejemplar 1M se puede observar como la lámina de miostraco que recubre la zona donde se asienta el m.a.p. no alcanza la porción más posterior del nácar, donde ya existen 5-6 cuñas de aragonito (Figura 95).

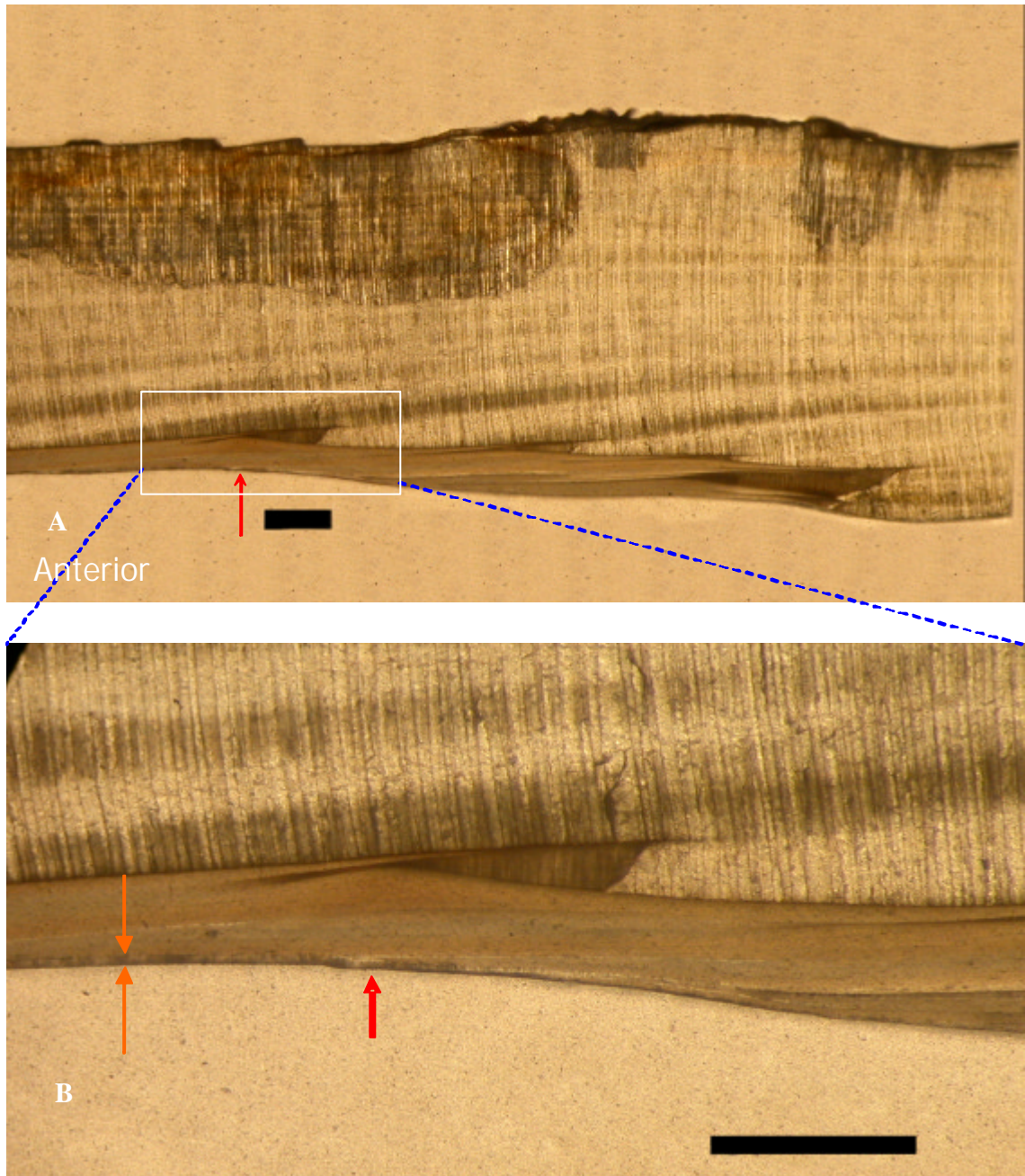


Figura 95. A, Registro interno de la interfase entre la calcita y el aragonito del ejemplar 1M. B, Ampliación donde se observa la zona más posterior a la que llega la capa de miostraco. Las flechas naranjas marcan el espesor de la capa del miostraco. Las flechas rojas marcan la parte más distal donde se observa el mismo. Lámina delgada. Escala 1 mm.

Como consecuencia, si las marcas curvas se generan a la altura de la zona donde se localiza la capa más nueva de miostraco, alrededor del m.a.p., entonces su proceso de formación es distinto al de las líneas rectas, aunque el factor causante de ambas marcas pueda ser el mismo. Durante el proceso de deposición de una nueva capa de aragonito en la cara interna de la concha, el nácar y el miostraco que se depositan en los alrededores del m.a.p. pueden formar el típico abultamiento que se observa en su contorno, creando la marca curva del m.a.p. Al mismo tiempo, la capa de nácar puede generar una lengua sobre la calcita en su límite posterior, que marcará la posición de la futura cuña de un nuevo registro interno.

La pérdida de sincronía entre las marcas más nuevas del m.a.p. y el registro interno, con la ontogenia de *Pinna nobilis* implica que las tasas de ampliación de la zona nacarada, en el límite postero-dorsal de la cara interna de la concha y de migración del m.a.p., son distintas. No obstante, la coincidencia de las posiciones de las marcas del m.a.p. entre individuos de la misma población y cota de profundidad, sería consecuencia de que el ritmo de deposición de marcas del m.a.p. sigue una pauta muy similar entre individuos, a pesar de que no refleje su verdadero crecimiento. Según Ubukata (2001), el crecimiento de la concha depende de tres factores independientes entre sí, que son el ritmo de proliferación celular del manto, la tasa de precipitación del material de la concha y del ritmo de traslación de la línea paleal. En el caso de *P. nobilis*, el ritmo de traslación de la línea paleal puede ser equiparado con la tasa de migración posterior de la parte blanda del animal y, en un principio, debería afectar igualmente tanto a las posiciones del m.a.p. como a las de los registros internos. Sin embargo, la posición de la interfase entre calcita y aragonito también se vería afectada por la tasa de proliferación celular del manto, por lo que ésta podría ser una de las causas de que la sincronía en la generación de las marcas curvas y rectas se fuera perdiendo con el crecimiento del animal, a pesar de que ambas marcas puedan generarse simultáneamente. En cualquier caso, los saltos que se producen entre las posiciones de ambos tipos de registros indican que unas veces el desplazamiento del m.a.p. cubriría espacios muy grandes y otras se desplazaría muy poco respecto a la tasa de ampliación del nácar en su interfase con la calcita.

3.6.6 Estudio de las posibilidades de utilización de los registros de la concha para estimar la edad de los individuos.

El registro interno de las marcas rectas de los individuos juveniles se produce sólo por la disposición de las franjas de calcita sin cuñas de aragonito, lo que permite confirmar que las franjas de calcita sin cuña observadas en los registros más viejos de individuos adultos son también marcas anuales, ya que se corresponden en estructura y posición relativa con las marcas de los juveniles (ver Tabla 49). Sin embargo, el registro más viejo que se observa externamente en los adultos posee internamente cuña de nácar además de las franjas de calcita y todas

las demás marcas anteriores, correspondientes a una pauta de registro de marcas de cuando eran juveniles, han sido ocultadas por el nácar 2. Además, Richardson et al. (1999; 2004) indicaron que al menos el primer año de crecimiento de los juveniles de *Pinna nobilis* tampoco queda registrado mediante una marca externa, teóricamente porque habría sido cubierta por nácar de segunda generación. En el presente estudio, no se ha podido detectar claramente una franja de calcita más anterior que la correspondiente a la última marca recta externa visible en los individuos más jóvenes (24M de 33 cm de longitud y 22M, supuestamente algo mayor), aunque la secuencia de la calcita parece indicar que realmente la primera franja interna que podemos observar no corresponde con el primer año de edad, sino con el segundo. Por lo tanto, es posible que en los juveniles al menos una marca no pueda observarse ni siquiera a partir del registro interno. En conclusión, en los ejemplares adultos pueden llegar a no observarse anteriormente hasta seis de las marcas más viejas (por ejemplo en el ejemplar 11M) y no se pueden descartar valores superiores en algunos casos, si el nácar de segunda generación llega a ocultar un mayor número de marcas con cuña. Este valor es muy superior del indicado por Richardson et al. (1999; 2004) para este grupo de ejemplares.

Este hecho explica la paradoja de que en muchos adultos la distancia de la marca externa más vieja sea muy superior a la correspondiente de los ejemplares juveniles, a pesar del mayor acortamiento de la concha como consecuencia de la erosión anterior. Asimismo, aunque Moreteau y Vicente (1980) trabajaron con las marcas del m.a.p., estos resultados apoyan su observación de que un número considerable de marcas del m.a.p. podía perderse con la ontogenia, puesto que el nácar 2 oculta tanto las marcas del m.a.p. como las rectas.

En definitiva, el hecho de que sólo las marcas curvas más viejas coincidan con las internas (anuales), de que el número de registros internos sea siempre igual o superior al de las marcas curvas, a veces con diferencias muy altas (por ejemplo el ejemplar 11M posee 21 marcas según el registro interno y 14 según el externo), de que en todos los casos el registro interno esté más extendido anterior y/o posteriormente que las marcas del m.a.p., así como el alto número de marcas cubiertas por el nácar 2, invalida la utilidad de las marcas del m.a.p. como registro de la edad y del crecimiento de los individuos. Por otra parte, aunque la utilización de las marcas rectas para estimar la edad es más realista, estas no pueden ser observadas en su totalidad por las diversas razones expuestas anteriormente, por lo que la edad tampoco puede ser estimada exactamente a partir del estudio de este tipo de marcas.

Por lo tanto, para realizar una estima de edad y/o crecimiento es necesario cortar las conchas a la altura del m.a.p. y utilizar el número y la posición de los registros internos. Además, si se pretenden utilizar estos datos para estudiar el crecimiento de los individuos de la población, es necesario valorar el error introducido como consecuencia de la erosión anterior, puesto que de otra forma se

pueden producir errores muy importantes en los cálculos. Una forma preliminar de evaluación de esta erosión anterior se encuentra descrita en el apartado siguiente.

Teniendo en cuenta todo lo expuesto, las marcas internas del ejemplar 231 indican un lento crecimiento en sus últimos seis años de vida, periodo durante el cual fue medido anualmente. Las medidas *in situ* del ejemplar en los últimos años no han sido lo suficientemente precisas como para detectar anualmente este crecimiento, aunque en su conjunto sí que parecen indicar un cierto crecimiento, sin tener en cuenta las dos primeras medidas realizadas con el pie de rey, cuya precisión no puede ser garantizada (García-March et al., 2002) (Tabla 50). El individuo era demasiado adulto cuando fue marcado por primera vez y no es posible correlacionar de forma precisa cada incremento anual en el tamaño de las valvas con un incremento en la distancia al ápice de las nuevas marcas internas. No obstante, el número de registros internos se acerca más a la edad mínima que debería tener el ejemplar cuando fue marcado por primera vez, ya que tendría 16 años en 1997, si se considera el registro interno (ver apartado siguiente para la estima exacta de la edad de este ejemplar) y sólo ocho o nueve, si se consideran las marcas del m.a.p., lo que le supondría un tamaño máximo alrededor de 52 cm ó entre 41,1 y 43,4 cm, respectivamente, si se aplican las ecuaciones de crecimiento realizadas a partir de las medidas de crecimiento *in situ* para esta población.

Tabla 50. Tamaños totales anuales (Ht) del ejemplar 231 en el intervalo 1997-2002. Las medidas de la concha fueron tomadas con el pie de rey en los años 1997 y 1998 y con el nuevo dispositivo de García-March et al. (2002) en el periodo 1999-2002. El tamaño real de la concha en 2002 es de 59,7 cm. Se han señalado en rojo los tamaños cuya precisión no puede ser garantizada.

Año	Ht (cm)
1997	56,5
1998	59,2
1999	61,8
2000	59,9
2001	58,3
2002	62,9

3.6.7 Estima de la erosión anterior a partir de la posición de los registros internos.

El estudio comparado de las marcas internas de los ejemplares 1M y 231, ambos localizados dentro de la P1 (-13 m) y del 11M, localizado en la franja de 10 a 15 m de profundidad en Moraira, permite establecer una relación entre la posición interna de las marcas de los tres ejemplares y la cantidad de erosión anterior. La valoración preliminar, por la que se estimaba a partir registro externo del m.a.p. que el individuo 11M había estado sometido a una mayor erosión anterior, se ve confirmada por la localización de la marca interna más vieja a una distancia de tan solo 5,3 cm del ápice anterior, siendo esta distancia de 9,6 cm en

el caso del individuo M4MG4. La diferencia entre ambas distancias, 4,3 cm, es similar a la diferencia de erosión estimada a partir de las marcas externas del m.a.p. (5 cm). Respecto al ejemplar 231, éste posee la marca interna más vieja a 12,4 cm del ápice, valor que coincide aproximadamente con la distancia de la tercera marca del ejemplar 1M. Dado que no existen indicios de que el ejemplar 231 haya estado sometido a una gran erosión anterior, a que sólo se observan claramente tres marcas internas cubiertas por nácar de segunda generación y que las cuñas internas de este individuo dejan de generarse mucho antes que en el resto de individuos, se ha supuesto que la deposición de marcas internas ha sido menos conspicua de lo habitual en este espécimen y que pueden no haberse registrado ni siquiera internamente dos de las marcas más viejas, que sí que se observan en los otros dos individuos.

Teniendo en cuenta estos supuestos, se han encajado entre sí las posiciones de los registros internos, sumando 4,3 cm a las del individuo 11M y haciendo coincidir la primera marca del 231 con la tercera del 1M y 11M. Los resultados así obtenidos pueden observarse en la Figura 96, donde se comparan con las posiciones registradas externamente. Tras las correcciones por erosión una gran cantidad de variabilidad es eliminada. De hecho, las posiciones de los ejemplares 231 y 1M encajan casi a la perfección, resultado que apoya que ambos han seguido ritmos de crecimiento muy parecidos y la apreciación de que en el espécimen 231 tres marcas no se han registrado internamente. Mediante estas estimas, la edad del ejemplar 231 pasaría de 18 a 21 años. Sin embargo, aunque las posiciones de los registros del ejemplar 11M son también bastante similares, éstas no coinciden de una forma tan precisa con las de los otros dos individuos. A pesar de que la edad de este ejemplar es similar a la del 1M, no sólo fue localizado en una zona fuera del Mapa 1, sino que además fue encontrado en el censo preliminar en 1996 y el ligero recubrimiento de epibiontes indica que llevaba ya cierto tiempo muerto. Por lo tanto, este ejemplar creció en condiciones medioambientales considerablemente distintas a los otros dos individuos.

En el ejemplar 11M, en principio se estiman 4,3 cm de erosión a partir de la diferencia entre la distancia de su marca más vieja al ápice y la de la marca más vieja del ejemplar 1M. Este valor sería suficiente si ambos individuos acabaran en punta triangular. Sin embargo, todas las conchas presentan la punta desgastada, por lo que a este valor debería añadirse la longitud del trozo de concha que se ha perdido del ejemplar menos erosionado de todos los utilizados para la estima de erosión a partir de las marcas del m.a.p. (individuo 3M) (Tabla 48), que puede ser obtenida si se prolongan los márgenes dorsal y ventral de la concha hasta que se junten, tal y como realizaron Butler y Brewster (1979) para *Pinna bicolor*. La distancia resultante así obtenida es de 3,4 cm. Además, puesto que el valor de 4,3 cm se ha estimado a partir de la diferencia en las posiciones entre los ejemplares 11M y 1M y este último está erosionado aproximadamente 1,5 cm con respecto al individuo 3M, esta distancia también debe ser añadida al valor de la erosión del

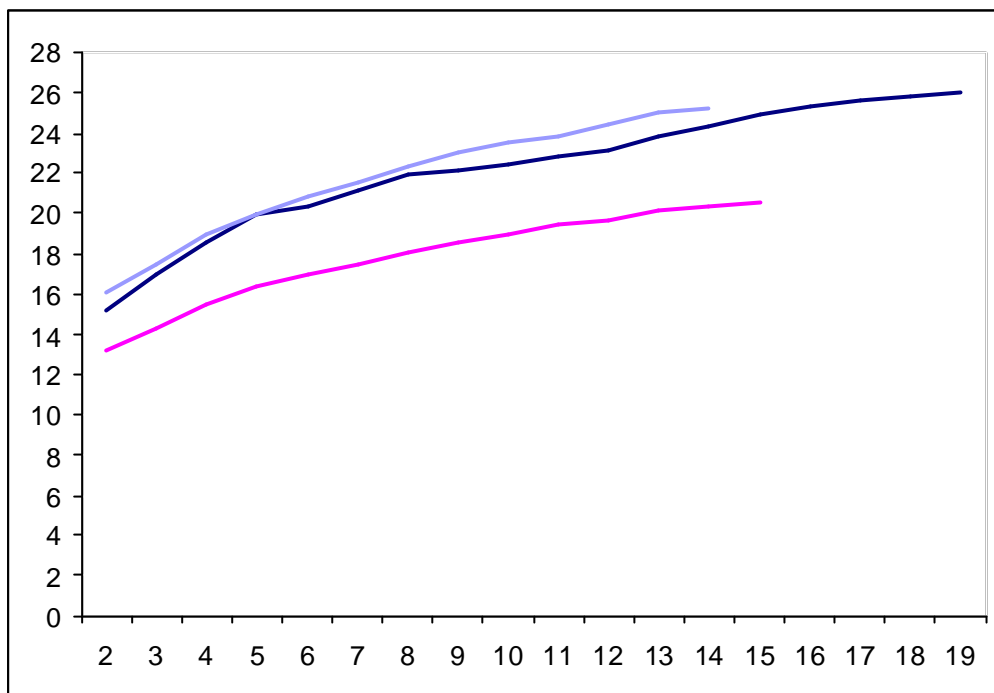
espécimen 11M. Finalmente, como se demostrará en los apartados siguientes, la simple prolongación de los bordes dorsal y ventral no es suficiente para estimar la longitud de la porción erosionada, puesto que en la región anterior se producen procesos de erosión dorsal y ventral que estrechan la concha dorso-ventralmente y siempre se subestima el valor real de la erosión anterior en todos los individuos. Por lo tanto, incluso en el ejemplar 3M existe un valor de erosión "x", cuya magnitud es desconocida por no haber otro espécimen con erosión menor con el que comparar. Su valor mínimo, en cualquier caso, está con toda seguridad por encima de 1 cm, puesto que un valor aproximado de 5 mm de erosión dorso-ventral puede producir un acortamiento superior al centímetro de longitud, si se aplica la ecuación de estima de la altura dentro del sustrato según el valor de la anchura mínima ($h = 1,79a + 0,5$) (García-March y Ferrer, 1995) y en la mayoría de adultos se observan valores mayores a los 5 mm de estrechamiento dorso-ventral.

De esta forma se obtiene el siguiente valor total:

$$\text{Erosión anterior 11M} \sim 4,3 + 3,4 + 1,5 + x (>1) = 9,2 + x \text{ cm.}$$

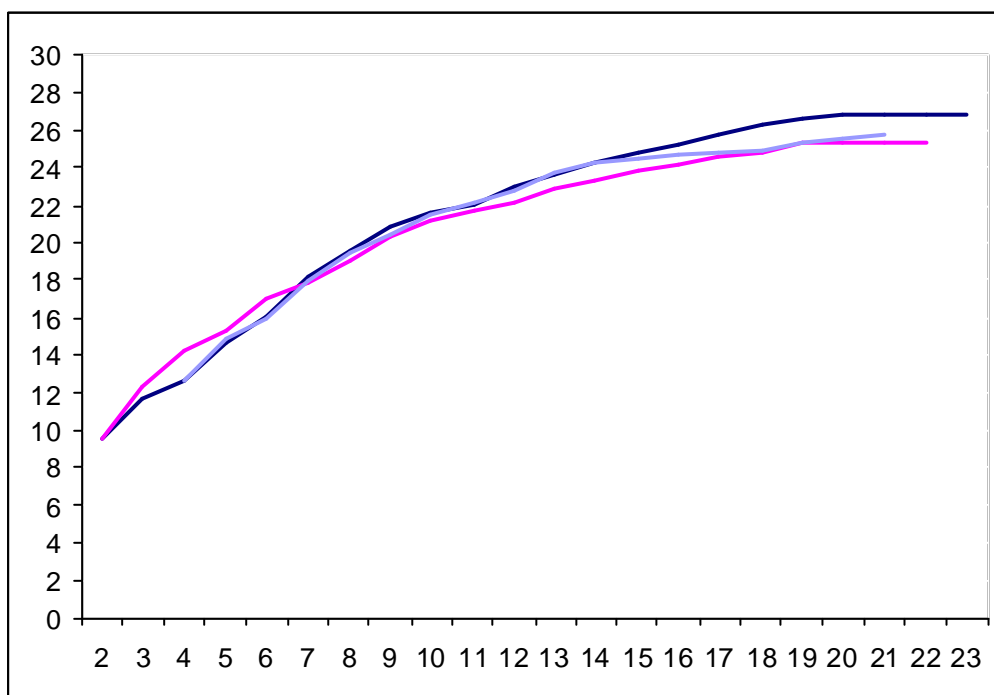
Redondeando el valor de x, la magnitud de la erosión en este ejemplar puede estimarse alrededor de los 10-11 cm.

Distancia al ápice (cm)



Posición de la marca/registro

A



B

Figura 96. A. posiciones de las marcas del m.a.p. a la porción anterior de la concha de los ejemplares 11M (rosa), 1M (azul oscuro) y 231 (azul claro). B. Posiciones de los registros internos a la porción anterior de la concha de los mismos ejemplares tras la corrección por erosión.

3.6.8 Descripción de los distintos tipos de erosión anterior en la concha de *Pinna nobilis*.

En el apartado precedente se ha demostrado la existencia de valores muy altos de erosión anterior, que suponen un acortamiento importante de la longitud antero-posterior de la concha y que es responsable de la mayor parte de la variabilidad en las distancias del m.a.p. y de los registros internos al ápice, entre individuos de la misma población y rango batimétrico.

Hasta la fecha se ha considerado la erosión solamente como un factor que produce un acortamiento de la concha en su porción anterior mediante un proceso de limado del ápice. No obstante, si a la concha de un individuo juvenil se le recortaran 10 cm por la porción anterior, el valor de la erosión estimada para el ejemplar 11M, la distancia dorso-ventral del nuevo ápice sería aproximadamente de 5 cm, una distancia mucho mayor a la observada en cualquier ejemplar de *Pinna nobilis* (Figura 97).

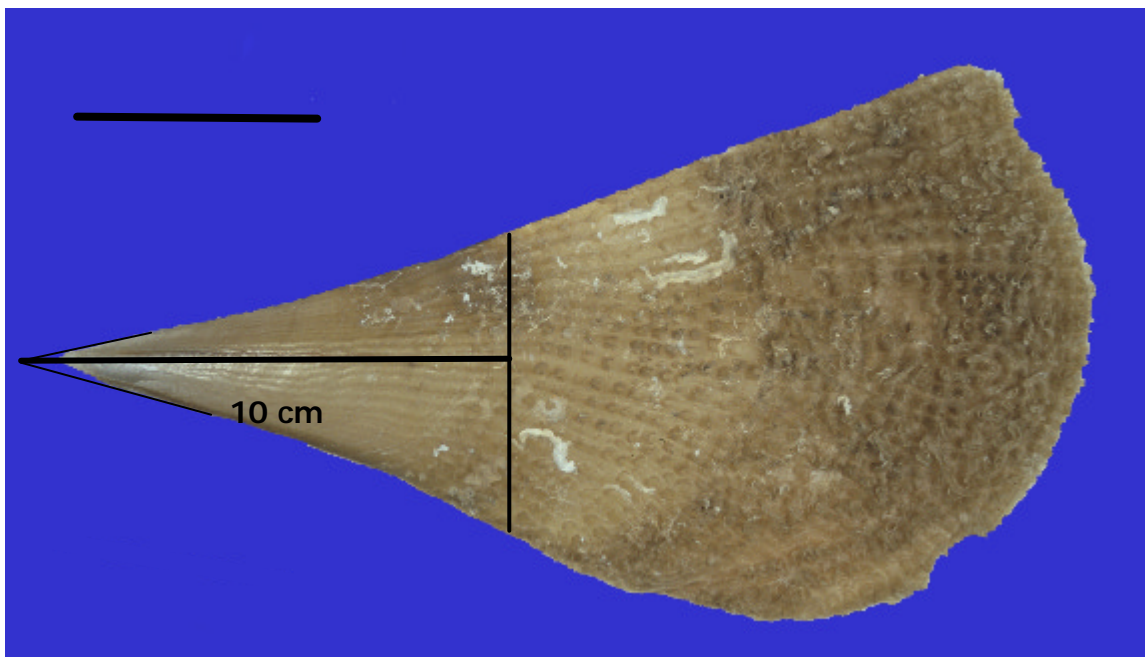


Figura 97. Forma que tendría el ápice si a un ejemplar juvenil se le recortan 10 cm por la parte anterior. Se han prolongado los bordes dorsal y ventral del ápice para incluir la erosión que ya ha sufrido este ejemplar en los 10 cm. Escala 5 cm.

Sin embargo, a lo largo de la vida de los individuos de *Pinna nobilis*, la concha es sometida a numerosas agresiones que no son suficientemente importantes como para producir una rotura, pero que son constantes en el tiempo y producen, por lo tanto, un desgaste de la concha en distintos frentes, además de en el ápice. Existen pruebas claras de erosión dorsal/ventral y por descamación en la propia superficie de las valvas y desgaste progresivo de la concha en todos los

ejemplares de la colección de conchas de *P. nobilis* del Laboratorio de Biología Marina de la Universidad de Valencia, cuyos efectos son un recorte de la silueta de las valvas en todos estos frentes. En el presente apartado se muestran las pruebas y las consecuencias de todos estos tipos de erosión, cuya importancia ha sido subestimada hasta la fecha.

3.6.8.1 Erosión dorsal.

En la Figura 98 se puede observar como la pauta de erosión dorsal se presenta con una intensidad creciente desde la zona más posterior a la más anterior de la concha. Este fenómeno se repite tanto en ejemplares adultos como en juveniles. Dependiendo de la magnitud de la erosión y de las estructuras de la concha perdidas por su efecto, se pueden diferenciar fácilmente cuatro sectores:

Sector 1. Borde de calcita sin erosión: corresponde con la zona más postero-dorsal de la concha. Se observa el borde intacto sin límite de abrasión. Esta parte de las valvas correspondería a la zona donde sólo se localizaría la "fusion layer" descrita por Yonge (1953) o parte del periostraco posterior descrito por Carter (1990). Las valvas permanecen fusionadas entre sí en este sector.

Sector 2. Borde con rotura ligera: en esta zona la calcita de las dos valvas deja de estar en contacto porque se ha erosionado ligeramente. Se observa un borde roto y bajo él se muestra el ligamento externo. La calcita sigue superando externamente al aragonito de forma idéntica a como se ha descrito en el género *Atrina* (Carter, 1990).

Sector 3. Ligamento expuesto: la calcita se ha erosionado considerablemente y deja el ligamento externo al descubierto, que en la zona más anterior empieza romperse y a perderse por erosión.

Sector 4. Borde muy erosionado: el borde dorsal ha perdido ya el ligamento. La visión externa de la parte más anterior de esta zona muestra que las valvas no están unidas entre sí, encontrándose separadas y con el ápice de la valva izquierda rodeando a la derecha en todos los ejemplares observados.

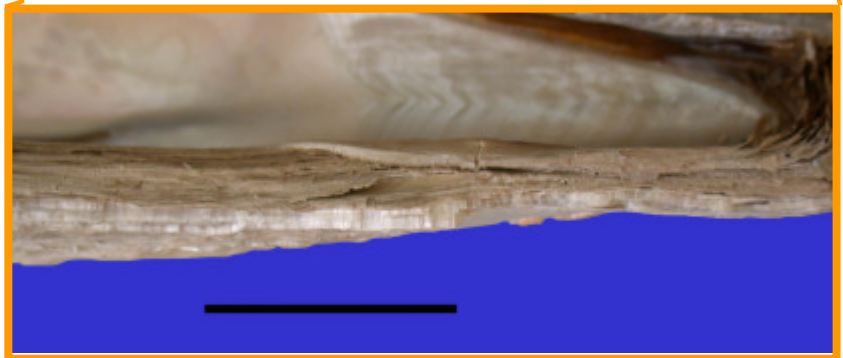
Figura 98. (Página siguiente). Esquema de los cuatro sectores de la concha que pueden diferenciarse según las diferencias en la erosión del margen dorsal. Escala 2 cm.



3.6.8.2 Erosión ventral.

La pauta de erosión ventral se observa como un frente de fracturación de la calcita a lo largo del borde ventral de las valvas (Figura 99). En la zona más posterior, la silueta de la concha presenta un frente de crecimiento correspondiente a la zona donde se localizan los desarrollados lóbulos del manto y, por lo tanto, la calcita está en expansión y no existe límite fracturado. Inmediatamente después de esta zona de crecimiento, en dirección anterior, el borde comienza a estar ligeramente erosionado, aumentando la importancia de la rotura hacia el ápice de la concha, de forma similar a como ocurre en la zona dorsal, aunque en este borde no se distinguen sectores tan claros como en el caso anterior.

Figura 99. (Página siguiente). Ejemplos de erosión del borde ventral de la concha de *Pinna nobilis*. Escala 2 cm. A, detalle del borde ventral del ápice de un individuo juvenil. Escala 1 mm.



3.6.8.3 Descamación de la superficie externa de la concha.

La descamación y disolución de la concha se hace evidente porque ningún individuo adulto posee espinas en la porción medio anterior de las valvas, mientras que éstas se encuentran en casi la totalidad de ejemplares juveniles, lo que indica que se han ido perdiendo a lo largo del crecimiento por procesos de abrasión de la superficie externa. Además, la capa de calcita se pierde progresivamente en la zona más anterior, quedando al descubierto el nácar subyacente con su característico color plateado. Este nácar también se pierde poco a poco en forma de hojas (exfoliación), pudiéndose observar láminas que se están desprendiendo en la superficie externa de la concha (Figura 100).

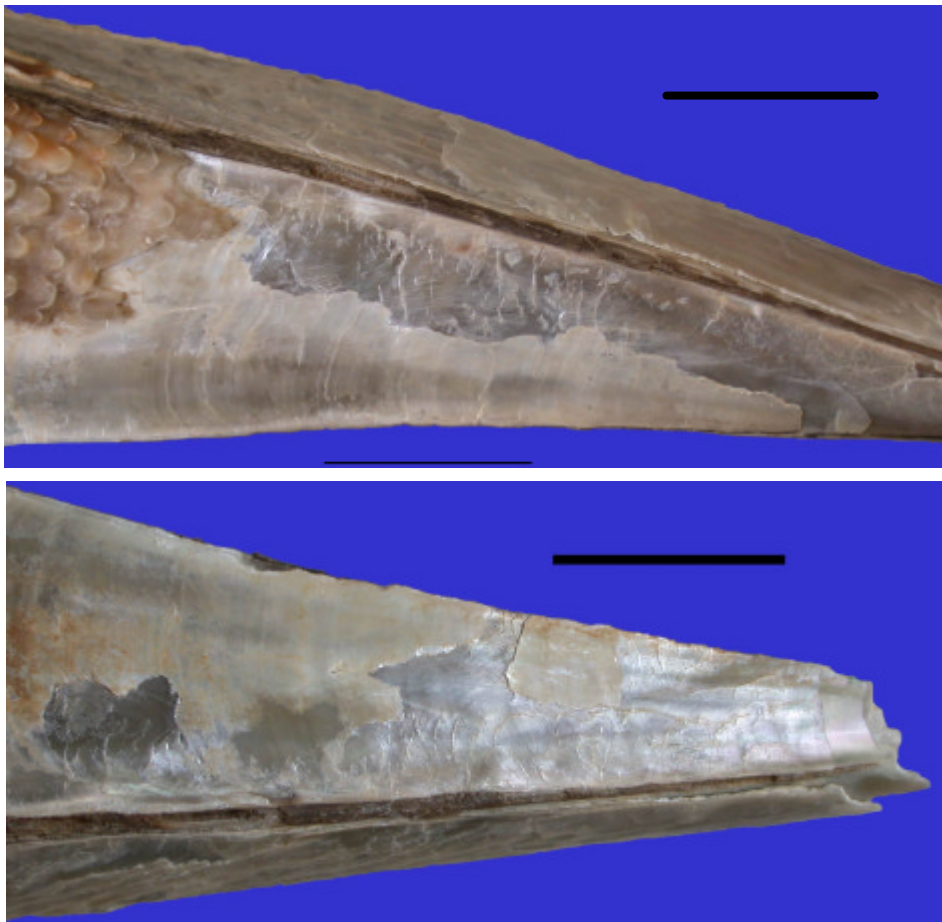


Figura 100. Ejemplos de exfoliación del nácar en la zona anterior de la concha. Escala 20 mm.

Además, la capa externa de nácar 1, que se encuentra en contacto con el medio una vez se ha perdido la calcita en la zona del ápice, se va haciendo progresivamente más fina en dirección anterior hasta ser totalmente erosionada, dejando al mostraco del m.a.p. en contacto con el medio. En la parte más anterior, hasta el propio mostraco se ha perdido, pasando a ser la capa interna de nácar (nácar 2) la que está en contacto con el exterior (Figura 101).



Figura 101. Corte radial al nivel del m.a.p. en las proximidades del ápice donde se puede observar la capa de miostraco del m.a.p. en contacto con el exterior. La flecha blanca marca la posición del miostraco en la cara externa de la valva. Escala 250 μ .

En definitiva, la erosión de la concha se manifiesta como un proceso combinado de acortamiento anterior, estrechamiento dorso-ventral y de desgaste de la cara externa de las valvas, cuyo efecto aumenta progresivamente hacia la parte anterior de la concha y cuya importancia variará dependiendo de la magnitud del estrés físico-químico al que se vea sometido el ejemplar.

3.6.9 Respuesta de *Pinna nobilis* a los distintos tipos de erosión de la concha.

Las adaptaciones desarrolladas por *Pinna nobilis* en respuesta al desgaste de la concha en su porción anterior van mucho más allá de la migración de la parte blanda en dirección posterior con la ontogenia de los individuos. Las respuestas evolutivas del taxón han conducido a un modelo en el que la especie saca provecho del propio problema de la erosión, lo que da una idea de lo estrecha que ha sido la relación entre este factor ambiental y la supervivencia de los individuos. Las observaciones de pautas similares en otras especies del género (por ejemplo en *P. carnea*) (Yonge, 1953), indican que no se trata de un carácter apomórfico de *P. nobilis*, sino más bien de una plesiomorfía.

La migración posterior, probablemente a modo de huida de la rápida destrucción de la parte anterior de la concha, es el motor que ha conducido a futuras adaptaciones. Durante la migración de la parte blanda se depositan nuevas capas de carbonato cálcico que se sitúan siempre ligeramente desplazadas posteriormente respecto a las anteriores. En cierto modo, las capas externas que se van perdiendo por descamación irían siendo reemplazadas por las nuevas capas internas. Lo característico de esta reconstrucción interna es que la futura forma de la concha viene determinada por las nuevas capas que se están depositando. Si estas tienen una silueta más estrecha que las capas viejas en la porción anterior, la concha será más estrecha en esta zona, cuando la erosión haga que estas capas pasen a ser las externas.

3.6.9.1 Reconstrucción dorsal. El fenómeno de la existencia de múltiples ligamentos.

Las observaciones del ligamento de *Pinna nobilis*, tanto bajo la lupa

binocular como en el microscopio electrónico, han permitido confirmar la existencia de las mismas capas que las descritas por Yonge (1953) para *P. carnea* y por Carter (1990) para *Atrina rigida*. La capa de calcita recubre externamente al ligamento en las zonas donde la erosión dorsal no es demasiado importante. Inmediatamente debajo se encuentra la capa laminar del ligamento, que se une a la capa de nácar subyacente a la calcita. Los extremos laterales dorsal y ventral del ligamento externo se extienden ligeramente entre las capas de calcita y nácar, mientras que la capa fibrosa del ligamento se encuentra por debajo unida en parte a la capa de nácar y en parte al "Ligamental ridge" (LR) o pseudoninfa.

Sin embargo, se han observado algunas diferencias estructurales respecto a los ligamentos descritos por los autores precedentes. La diferencia más llamativa es que los prismas simples de aragonito (PSA) del LR se extienden en dirección ventral como una lámina estrecha que se continua con los prismas del mismo tipo del miostraco del m.a.p., que a su vez se extiende ventralmente hasta el final del nácar de la porción medio dorsal, en las proximidades del eje de la concha. La lámina de los citados prismas se sitúa cubriendo la capa de nácar 1, desde la zona anterior de la concha y se continúa en dirección posterior hasta alcanzar la última marca del m.a.p. en su límite ventral, mientras que dorsalmente alcanza una posición un poco más anterior (Figura 102). Esta observación muestra como LR y miostraco forman una sola unidad, lo que indica que probablemente son estructuras homólogas.

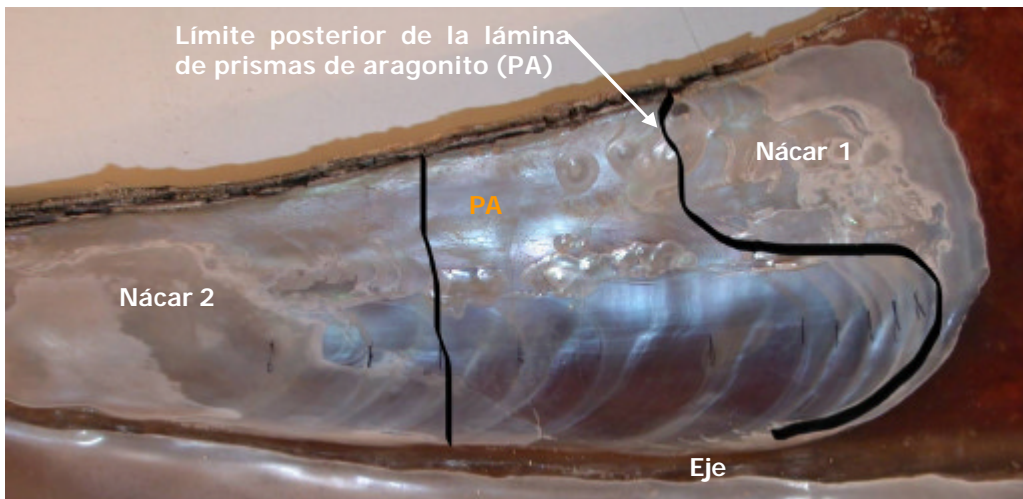


Figura 102. Esquema del margen posterior aproximado de la lámina de prismas simples de aragonito que forman la pseudoninfa y el miostraco del m.a.p.

Además, las observaciones realizadas en la zona que correspondería con la *fusion layer* o periostraco hipertrofiado (Waller, 1978) uniendo las dos valvas de *Pinna nobilis*, indican que el ligamento externo también está formado por dos subcapas (1a y 1b), similares a las descritas por Trueman (1950) para *Mytilus*

edulis. La capa 1a sólo se observa en la porción más posterior, puesto que ha sido erosionada en la zona anterior, y siempre se genera antes que la capa 1b. En ella, el periostraco se une directamente a la calcita. Además, en la zona donde el nácar ha alcanzado posteriormente la altura de la subcapa 1a del ligamento externo, pero aún no se ha generado la capa 1b, se puede observar como la capa lamelar del ligamento se une a la calcita y ésta, a su vez, se une al nácar (Figura 103).

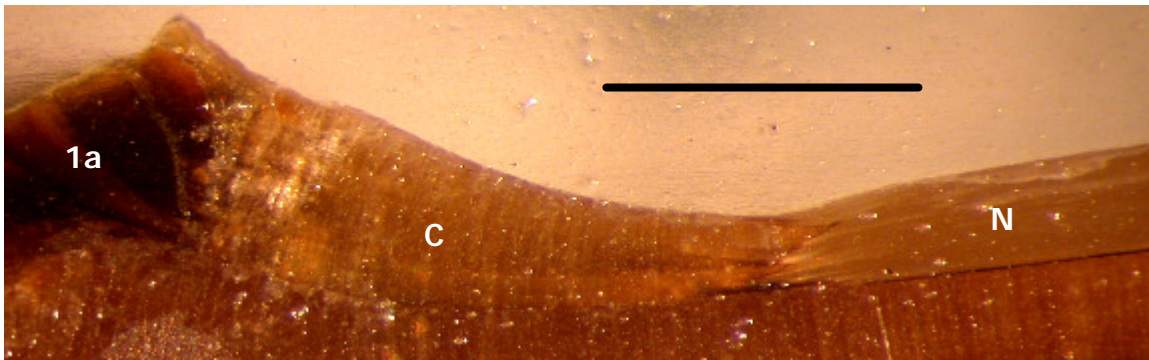


Figura 103 Corte transversal del ligamento, donde se puede ver la capa 1a del ligamento externo y la unión de la calcita al nácar mediante interdigitaciones. C, calcita. N, nácar. Escala 1 mm.

Cuando los tejidos que generan la capa 1b del ligamento externo alcanzan la zona donde se encuentra la parte 1a, secretan una nueva capa lamelar de ligamento por debajo de la anterior, que se une a una capa de nácar (Figura 104).

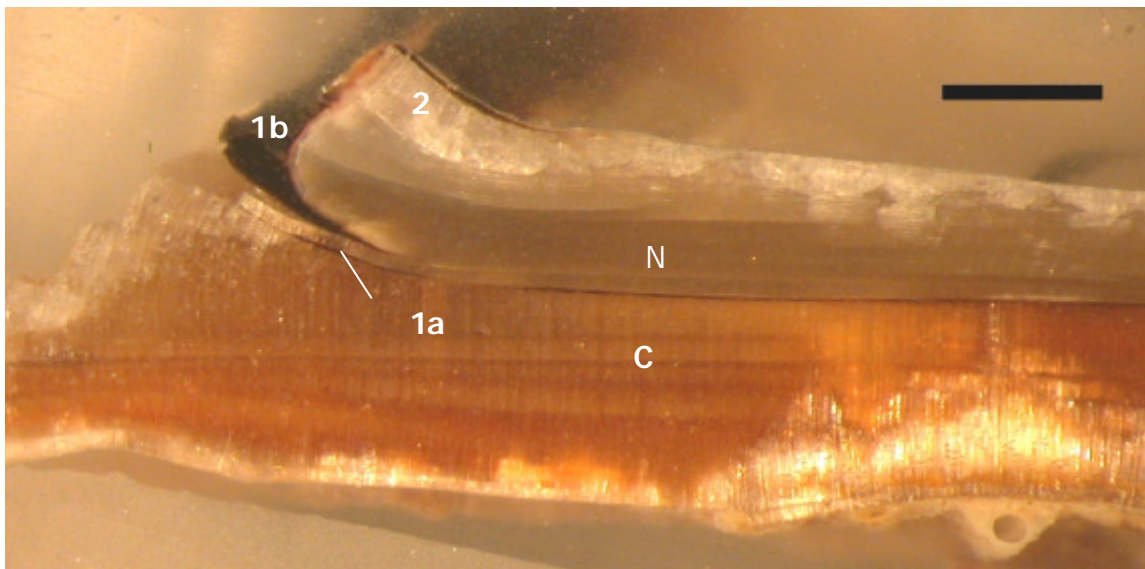


Figura 104. Corte transversal del ligamento donde se pueden ver las capas 1a y 1b del ligamento externo y la pseudoninfa (2). C, calcita. N, nácar. Escala 1 mm.

Respecto a la existencia de múltiples repeticiones de las capas del ligamento, las observaciones macroscópicas y microscópicas del ligamento de *Pinna nobilis* han permitido detectar un fenómeno similar al que ocurre en *P. carnea*.

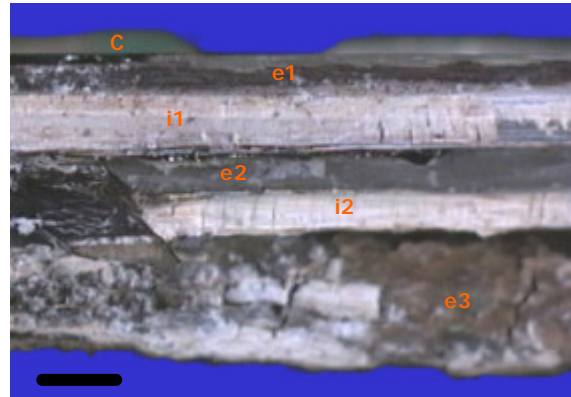
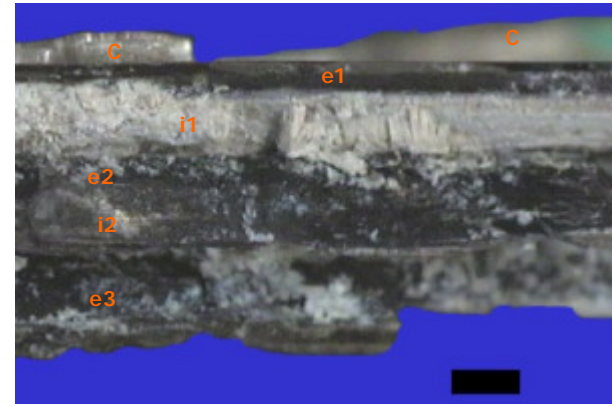
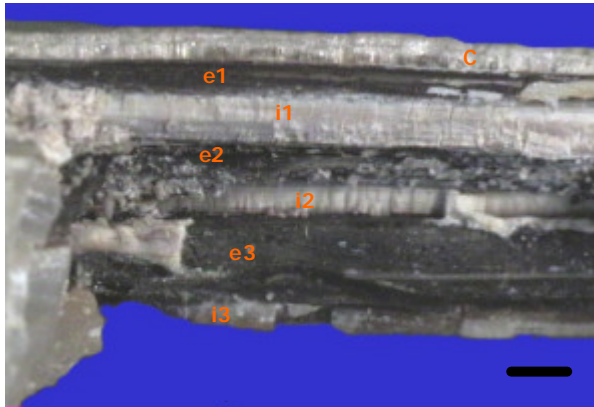
Yonge (1953) explicó este fenómeno como la consecuencia de la retracción de los tejidos tras una agresión brusca en la porción posterior de la concha:

"There, beneath a fully formed but somewhat eroded ligament composed –the fusion layer having been lost– of "outer" (OL1) and Inner (LI1) layers with ligamental ridge (LR1), a new ligament composed of new "outer" and inner layers with a new ligamental ridge (OL2, IL2, LR2) has been laid down with new inner, nacreous shell layer adjacent to these. This is what must occur if the epithelium which secretes the outer ligament [...] is drawn forward under the previously completed ligament [...]."

Sin embargo, el estudio detallado de las múltiples capas de ligamento de *Pinna nobilis* también revela diferencias cuantitativas y cualitativas que implican modificaciones fundamentales en el mecanismo de formación de los múltiples ligamentos de esta especie frente al descrito por Yonge (1953) para *P. carnea*.

La repetición de las estructuras del ligamento se ha observado en todos los especímenes estudiados, tanto juveniles como adultos, aunque está más desarrollada en los adultos y en todos los casos se extienden más anteriormente que la unión paleal posterior, hasta las proximidades del ápice. Una secuencia longitudinal del ligamento en dirección posterior-anterior de una zona con múltiples ligamentos se puede observar en la Figura 105.

Además, los casos de mayor multiplicación de las capas del ligamento se observan en ejemplares donde se ha roto el ápice y la parte blanda ha tenido que migrar posteriormente, generando un nuevo asiento en la parte anterior de la concha. Este hecho indica que la multiplicación de capas del ligamento se produce de forma natural durante la ontogenia de los individuos mientras la parte blanda del animal migra en dirección posterior. Por lo tanto, en *Pinna nobilis* el proceso de repetición de estructuras del ligamento no es consecuencia de agresiones posteriores, sino más bien se trata de una respuesta frente a la erosión del ligamento original antes de que ésta se produzca, que ocurriría aunque no hubiera erosión dorsal. No obstante, como se ha descrito anteriormente, en condiciones naturales las estructuras del ligamento primario se pierden por erosión, quedando al descubierto por debajo las estructuras del nuevo ligamento, gracias al cual se siguen manteniendo las valvas unidas (Figuras 105 y 106).



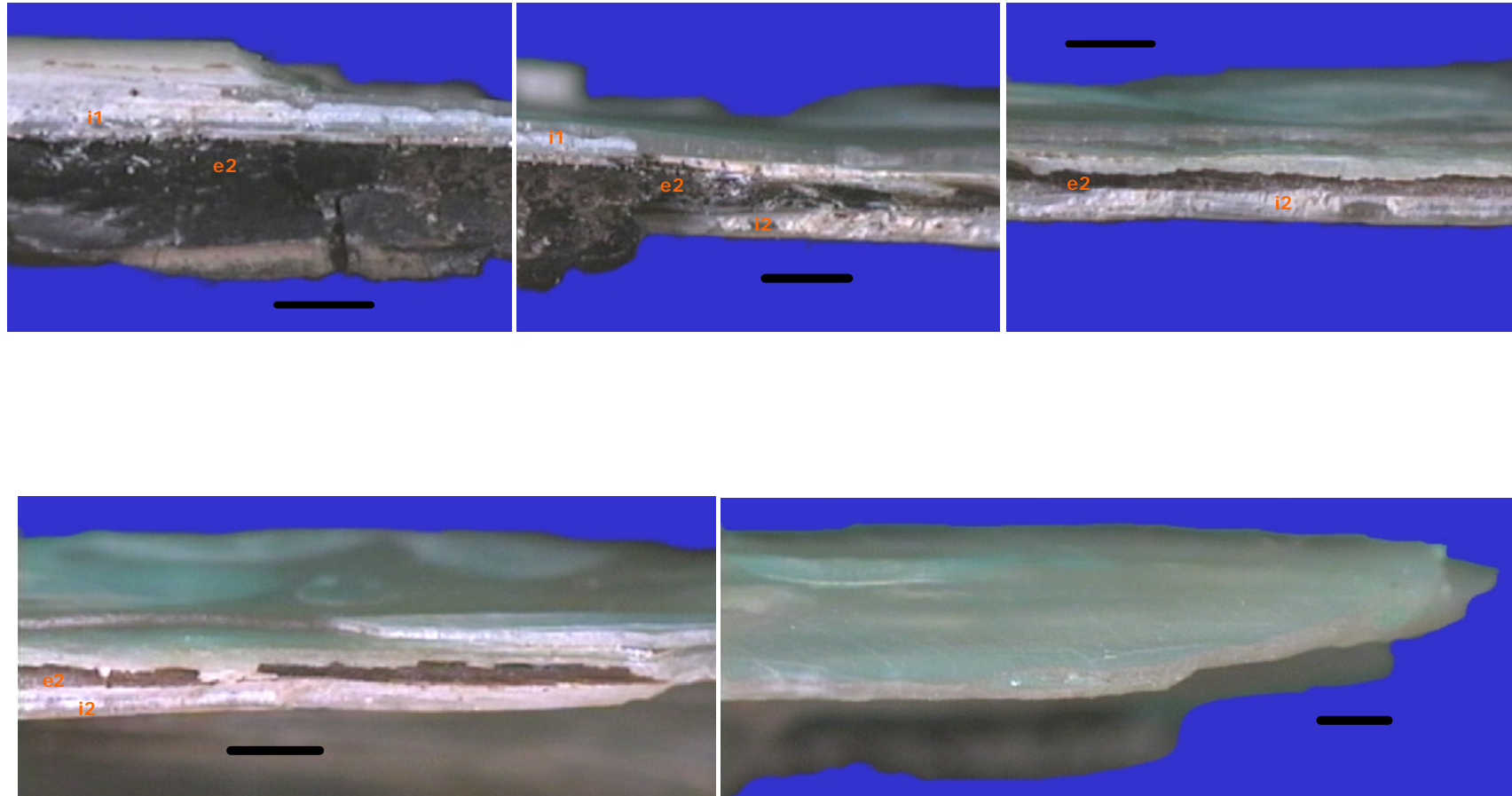


Figura 105. Secuencia en dirección anterior de la charnela de un ejemplar de *Pinna nobilis* donde se observan las distintas capas de los múltiples ligamentos y como las más externas van siendo erosionadas, dejando las más internas al descubierto. Escala 1 mm.

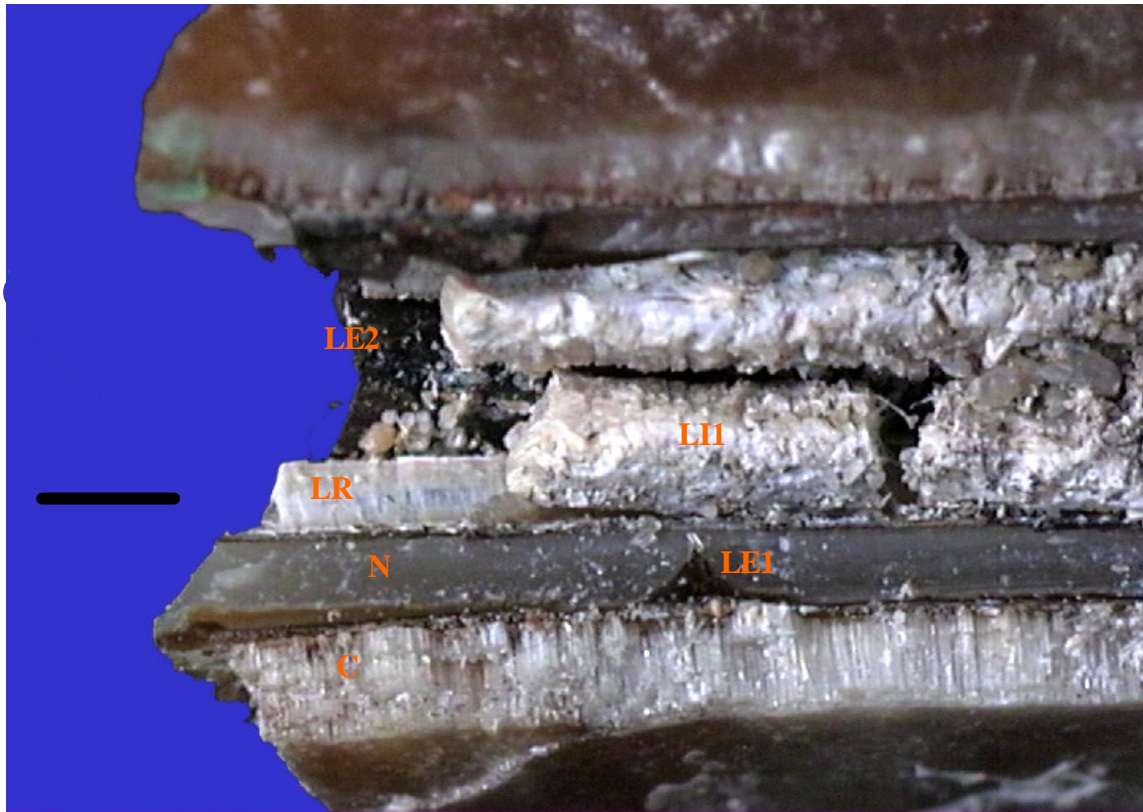


Figura 106. Visión dorsal del ligamento de un ejemplar de *Pinna nobilis*. La erosión dorsal ha eliminado las capas del ligamento primario. Ventralmente se puede observar el ligamento secundario, gracias al cual las valvas permanecen unidas. C, calcita. LE 1 y LE 2, ligamento externo 1 y 2. LI1, ligamento interno 1. LR, *ligamental ridge*. N, nácar. Escala 1 mm.

La disposición de los ligamentos en todos los ejemplares indica, en cualquier caso, que los tejidos que producen las nuevas estructuras deben situarse ventralmente por debajo de los anteriores. Durante la migración posterior de la parte blanda podrían ocurrir dos procesos distintos. Uno de ellos sería que el crecimiento dorso-ventral de los lóbulos del manto fuera más rápido que el crecimiento de la parte anterior, mientras que el otro sería la existencia de un ligero pivotamiento en dirección ventral. Ambos tienen la capacidad de producir el arqueamiento de la zona dorsal observado en muchos ejemplares, de intensidad variable dependiendo de los individuos. Bajo cualquiera de los dos supuestos, cuando el espacio entre el istmo del manto y la concha llegara a ser suficientemente amplio, se dispararía el proceso de generación de un nuevo ligamento externo de características idénticas al anterior, salvo por la ausencia de la capa más externa 1a, y sobre éste comenzaría a generarse un nuevo ligamento interno, cuyo LR se une con el LR del ligamento anterior después de un corto recorrido sobre el nácar subyacente (Figura 107).

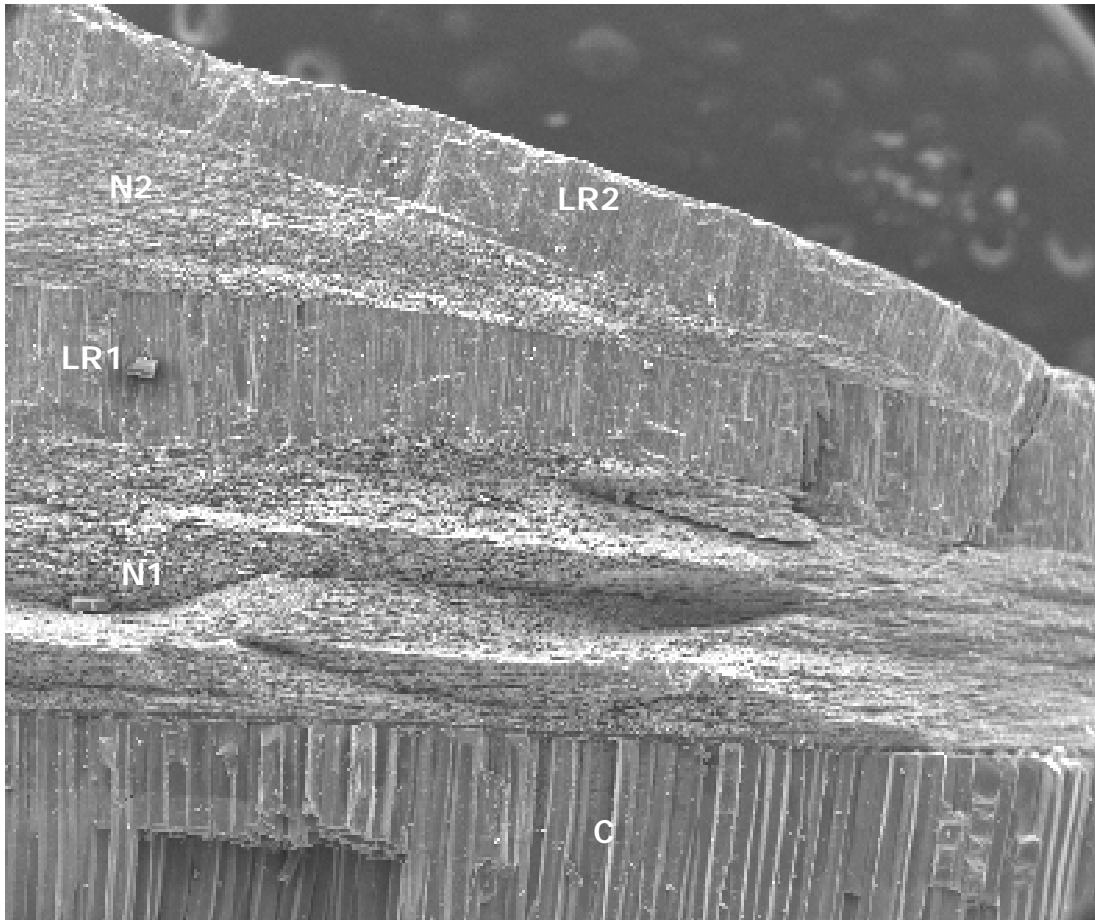


Figura 107. Imagen obtenida mediante MEAB donde se muestra la unión de los LR de dos ligamentos consecutivos. N1, nácar de primera generación. N2, nácar de segunda generación. LR1 y LR2, *ligamental ridge* del primer y segundo ligamento respectivamente.

El desplazamiento ventral de los tejidos del istmo del manto durante el pivotamiento, o bien el mayor crecimiento dorso-ventral de los lóbulos del mismo, explicarían que los nuevos ligamentos no se sitúen en posición paralela por debajo de los anteriores, sino que radien con un pequeño ángulo del ligamento original. Mientras tanto, en la zona más anterior, el manto genera los *loculi* que cierran las valvas y los nuevos asientos para el músculo aductor anterior (m.a.a.) cuando estos son necesarios. Sin embargo, el pivotamiento puede ser el responsable de que los nuevos *loculi* se generen desplazados ventralmente, lo que explicaría el hecho de que las nuevas capas ventrales del ápice sobrepasen ligeramente la concha en este punto en la mayoría de individuos (Figura 108) y, por lo tanto, daría mayor veracidad a esta segunda opción como causa de la peculiar disposición de los nuevos ligamentos respecto del original.

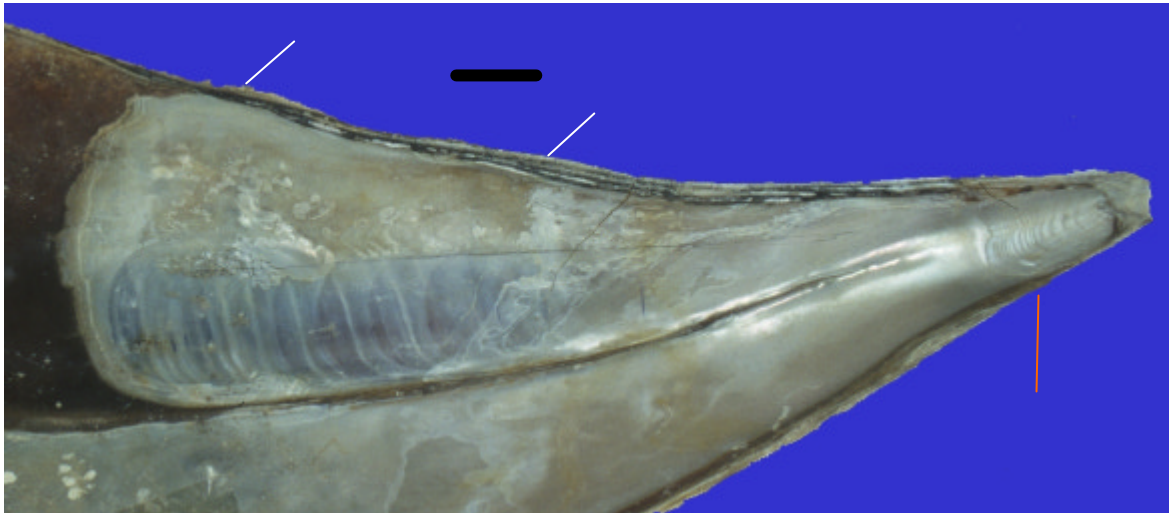


Figura 108. Ejemplo de múltiples ligamentos de un ejemplar adulto de *Pinna nobilis*. Las flechas blancas señalan los puntos a partir de donde radian los ligamentos secundarios. La flecha naranja marca la zona del asiento del m.a.a. donde la calcita sobrepasa ventralmente la concha.

La existencia de múltiples repeticiones de las capas del ligamento que no son generadas como consecuencia de un proceso de reparación de la concha, sino como un proceso natural de crecimiento, plantea un nuevo horizonte respecto a la clasificación del ligamento de *Pinna nobilis* (y por extensión al de *P. carnea* y, probablemente, al de otras especies del género). Por definición, un ligamento planivincular es alargado, posee sólo dos capas, la lamelar y la fibrosa, posee pseudoninfa y es interno o submarginal. Sin embargo, la repetición de estructuras es típica de ligamentos multivinculares o duplivinculares. Los ligamentos multivinculares derivan de ligamentos alivinculares en los cuales la parte fibrosa del ligamento es un *resilium* de forma más o menos triangular secretada en una depresión triangular (el resilífero), situada entre ligamentos lamelares o de periostraco anteriores y posteriores (Carter, 1990) y esta estructura no se presenta en *P. nobilis*. Los ligamentos duplivinculares son más parecidos estructuralmente al de *P. nobilis*, pero son externos.

Carter (1990), plantea la existencia de similitudes entre el ligamento de los Pinnidae y la familia fósil Myalinidae, puesto que en ambos casos el ligamento se une a la capa nacarada. No obstante, existen más similitudes entre los ligamentos de *Pinna nobilis* y el ligamento duplivincular de *Septimyalina*, perteneciente a la familia Myalinidae. En ambos casos existe el mismo tipo de multiplicación de las capas de ligamentos, produciendo una estructura muy parecida (ver Ubukata, 2003) y cada capa fibrosa se extiende entre las dos valvas y se une a un solo *ligamental ridge*. La diferencia más evidente consiste en que en el caso de *Pinna nobilis* la calcita cubre dorsalmente las capas del ligamento, cuando esta no se ha erosionado. En definitiva, el ligamento de *Pinna nobilis* posee más afinidades con el ligamento duplivincular de *Septimyalina* que con los ligamentos planivinculares de otros Pterioidea.

3.6.9.2 Reconstrucción ventral.

La observación, tanto en la lupa binocular como en el microscopio electrónico, de piezas de la zona ventral de la concha fracturadas transversalmente, demuestran como, por lo general, en la zona anterior las nuevas capas no avanzan ventralmente más allá de las depuestas con anterioridad, sino que quedan retrasadas con respecto a estas. Una prueba de la importante neoformación de la concha en este margen son los rebordes de calcita observados en numerosos ejemplares en la zona ventral, que se han generado porque el animal deposita las nuevas capas muy retrasadas con respecto a las anteriores, desechando parte de la concha vieja y generando un escalón en el borde ventral (Figura 109).

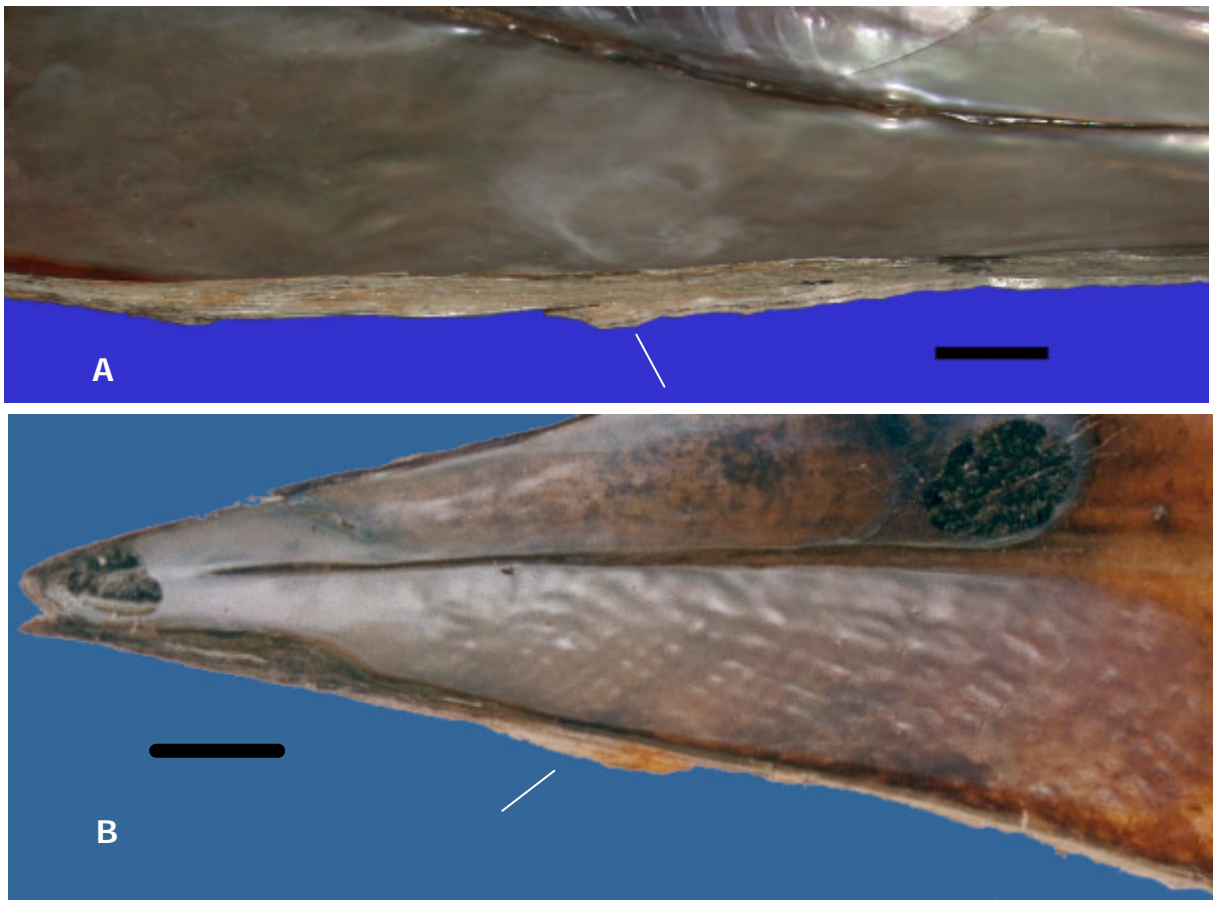


Figura 109. Ejemplo de reborde de calcita en la porción ventral de la valva izquierda de un adulto (A) y derecha de un juvenil (B) de *Pinna nobilis*. Las flechas señalan el punto donde el reborde es más evidente. Escala 2 cm.

Los rebordes se han observado tanto en ejemplares juveniles como adultos, lo que demuestra que es un fenómeno que ocurre durante toda la ontogenia de los individuos. Sin embargo, el material viejo que queda por fuera en los adultos posee, en todos los casos, mucho mayor grosor que el que se observa en los juveniles. Por lo tanto, la única razón de que no se observe un segundo reborde fino en ningún adulto es debido a que el formado en los estadios juveniles se ha erosionado por los procesos explicados anteriormente.

Al mismo tiempo que las nuevas capas de calcita retroceden con respecto a las anteriores en esta zona, estrechando la concha dorso-ventralmente, toman una posición más ortogonal con respecto a superficie interna y ello contribuye al cambio de sección de la zona anterior de plana a cuadrada de los ejemplares juveniles respecto a los adultos.

Además, se ha podido observar que en esta zona las nuevas capas de nácar y calcita se deponen simultáneamente, de forma que cada nueva capa está formada por una lámina de aragonito bordeada de calcita por la parte ventral, posterior y al nivel del eje de la concha. En la zona ventral, así como en el eje, la calcita y el nácar forman interdigitaciones de dimensiones considerables (Figura 110).

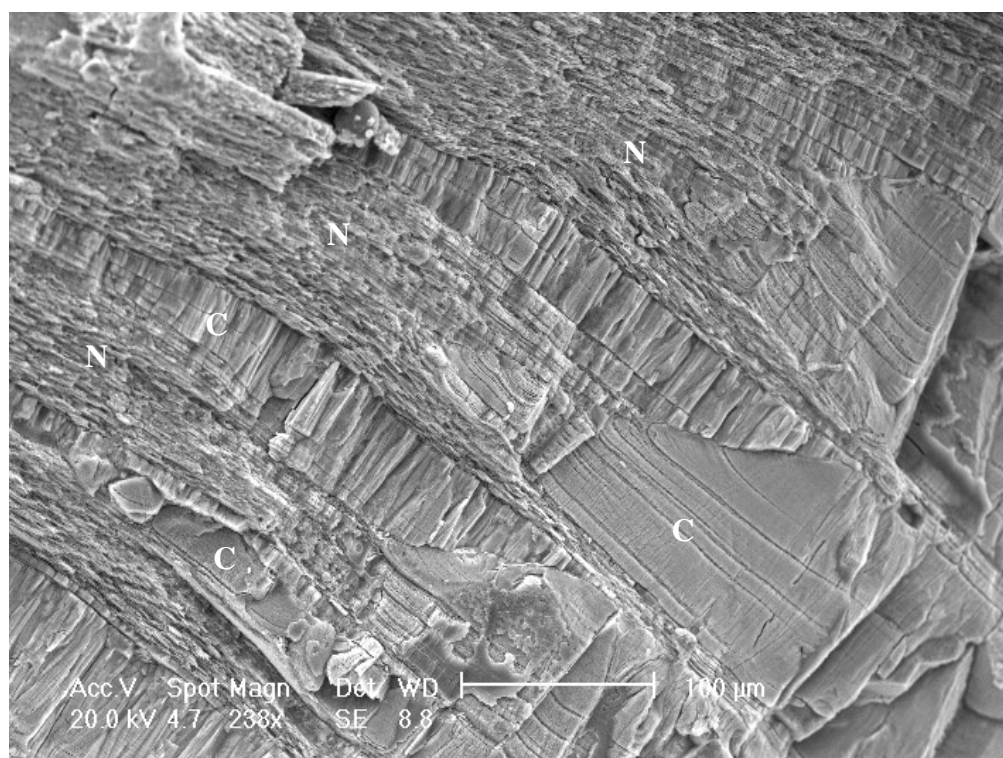


Figura 110. Imagen obtenida mediante MEAB donde se muestran las interdigitaciones entre el nácar y la calcita en el borde ventral anterior de la concha. C, calcita. N, nácar.

Una consecuencia de la deposición simultánea de calcita bordeando el aragonito es que los prismas de calcita no sólo se encuentran en la cara externa de la concha sino también al mismo nivel del nácar en el borde ventral. La existencia de calcita bordeando toda la porción ventral del ápice en todos los individuos (A de la Figura 99), donde ya no se observa ningún prisma sobre el nácar en la cara externa, confirma que la zona anterior tuvo antes la misma estructura de capas de aragonito bordeadas por calcita e imbricadas entre sí en el límite de contacto y, por lo tanto, es una prueba más de que su extensión dorso-ventral era muy superior a la observada actualmente, aunque no se pueda distinguir mediante un examen superficial.

3.6.9.3 Reconstrucción del ápice.

Tal y como ocurre en *Pinna carnea* y como se indicó en el apartado de Antecedentes, en *P. nobilis* también se observan los *loculi* que se generan en la zona anterior, separando al animal del medio y protegiéndolo de los efectos de la pérdida de concha en esta zona. Las nuevas estructuras van destruyendo la impresión del músculo aductor anterior original en su porción más anterior, dejando sobre ella una serie de marcas curvas, con el lado convexo dirigido hacia el medio. La silueta de las nuevas capas que se generan durante la migración de la parte blanda se aproximan entre sí en el ápice y poseen una forma más estrecha que las capas anteriores, garantizando de esta forma el mantenimiento de la forma puntiaguda del ápice de la concha, a pesar de que durante la migración, la parte blanda del animal ocupa un espacio que tiene una mayor distancia dorso-ventral. La erosión eliminará el material viejo que queda por fuera de las nuevas capas generadas (Figura 111).

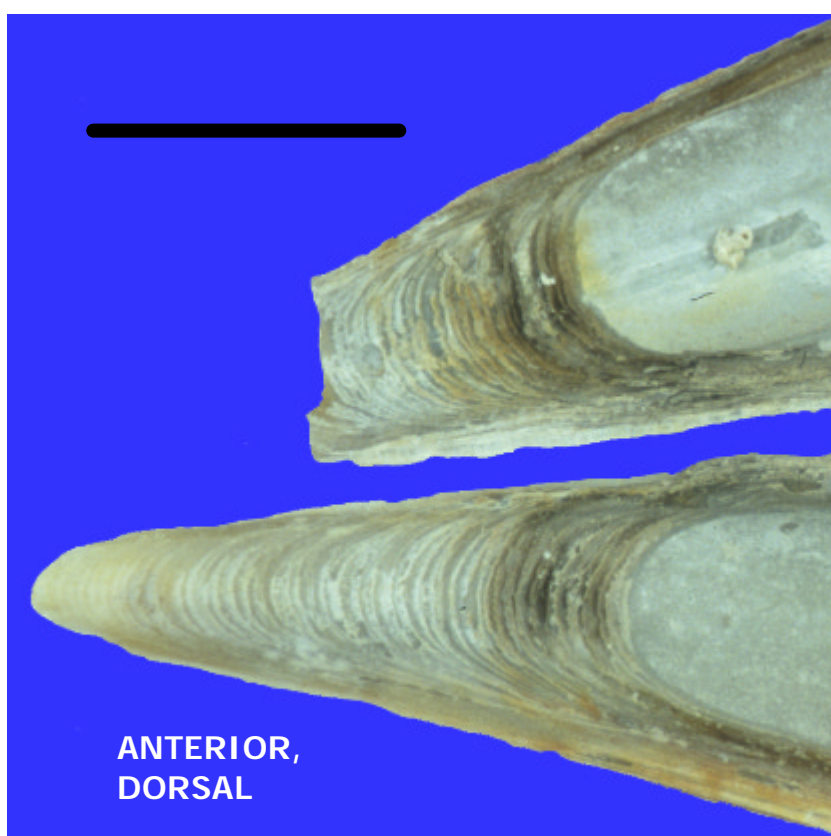


Figura 111. Detalle de la zona del ápice donde se observan los *loculi*. Escala 2 cm.

3.6.9.4 Reconstrucción de la concha tras una fuerte agresión anterior.

Ejemplos de individuos vivos de *Pinna nobilis* y *Atrina saccata* que habían reconstruido la concha en su porción anterior rota ya fueron nombrados y descritos anteriormente por Yonge (1953). En estos casos, la observación de las conchas deformes demostraba el proceso ocurrido y fueron tratados como una curiosidad y como prueba de la capacidad de supervivencia de ambas

especies. Sin embargo, las observaciones realizadas en conchas de *Pinna nobilis*, demuestran que se trata de un proceso relativamente común, ya que se han detectado pruebas concluyentes de su manifestación en 9 de los 178 ejemplares estudiados (5% del total). En todos los especímenes se puede observar un desplazamiento brusco de los *loculi*, que supera la parte más posterior del m.a.a. y un acercamiento entre sí de los márgenes dorsal (ligamento) y ventral, reproduciendo de nuevo la forma puntiaguda de la concha, de forma idéntica a como se ha descrito en el proceso de neoformación por erosión. No obstante, el mantenimiento de la forma puntiaguda del ápice tras esta brusca migración posterior ha obligado, en la mayoría de los casos (8 de los 9), a cambiar la pendiente de las líneas que parten de los márgenes dorsal y ventral, dando al conjunto de la concha una forma más ancha de lo habitual y, sobre todo, más recta en sus dos márgenes. La observación de las valvas así reconstruidas por la cara externa muestra que poseen una forma muy triangular que recuerda más a la de un individuo juvenil. Un ejemplo excepcional de este tipo de reconstrucción son las valvas del individuo 9M, que tienen forma muy regular incluso en el ápice anterior (Figura 112).

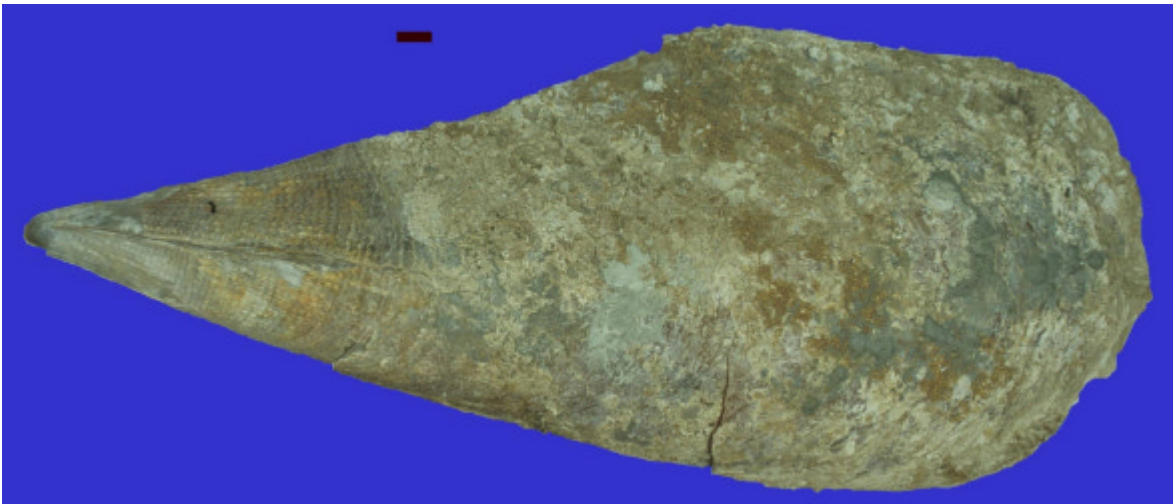


Figura 112. Cara externa de la valva izquierda del ejemplar 9M. Escala 2 cm.

Únicamente mediante el estudio detallado de su ápice se puede comprobar que éste ha sido reconstruido y que las partes viejas de la porción dañada se han perdido por erosión, puesto que el eje no llega a la parte más anterior como ocurre en el resto de individuos, el ápice y los nuevos *loculi* son mucho más redondeados de lo habitual y el registro del m.a.a. es anormalmente pequeño (Figura 113) (Tabla 49).

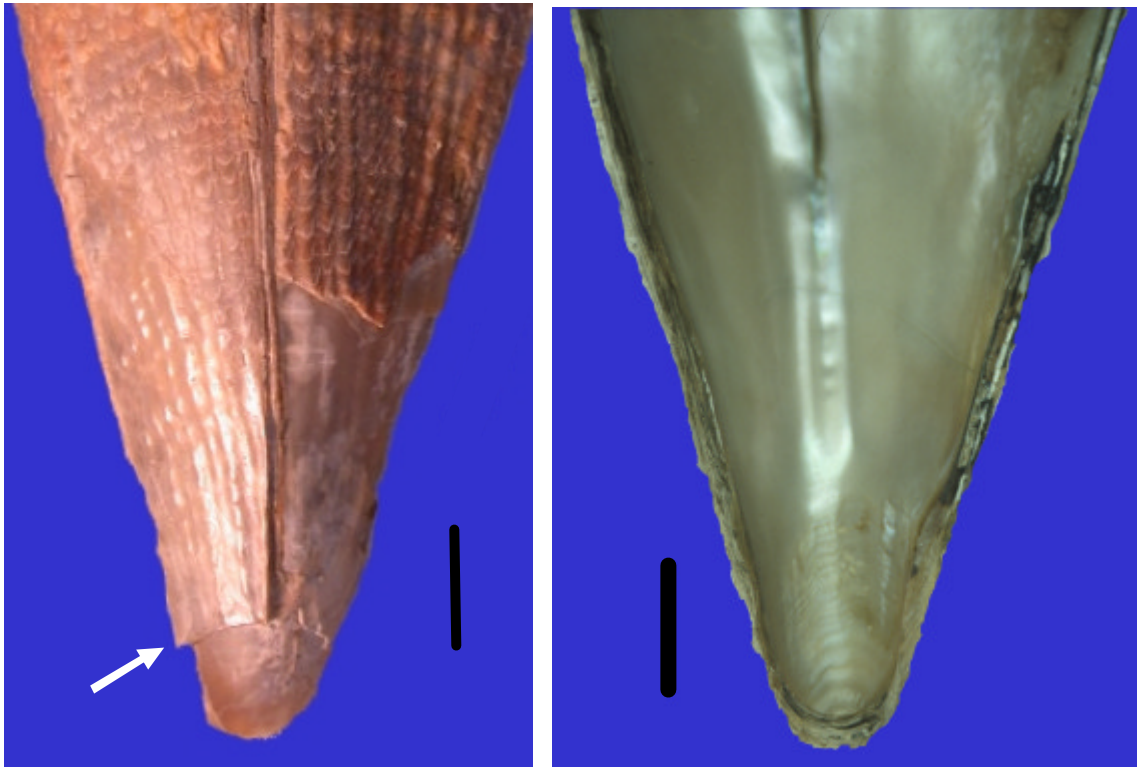


Figura 113. Vista externa e interna del ápice del ejemplar 11M. La flecha blanca señala parte del nácar viejo que aún no se ha erosionado. Puede verse como el eje no se continúa hasta el final del ápice como es habitual, lo que demuestra que se trata de una reconstrucción. Escala 2 cm.

Tabla 49. Dimensiones del m.a.a. de ejemplares muertos de tamaño similar al 9M recogidos en la pradera de Moraira en el rango batimétrico de 11 a 15 m. MAA(I) 1, longitud dorsal del músculo aductor anterior (m.a.a.). MAA(I) 2, longitud ventral del m.a.a. MAA(I) min, longitud mínima (en el centro) del m.a.a. Puede observarse como las dimensiones de este músculo son anormalmente pequeñas en el ejemplar 9M, especialmente en la valva derecha. I y D, indican valva izquierda y derecha respectivamente.

	Htr	MAA(I) 1	MAA(I) 2	MAA(I) min
13/241101-6 D	56,1	31	30	26
3M	56,2	31	32	26
14/290102-2-I	56,4	34	34	29
13/120302 D	56,5	39	41	35
1 D	56,5	34	39	30
184 D	57	34	32	28
13/120302 I	57,2	38	40	35
14/290102-2-D	57,4	35	37	31
9M D	58,8	25	17	16
9 M I	59,2	32	21	21
52 D	59,8	32	31	25

Por otro lado, reconstrucciones bruscas tras una agresión anterior también se observan en ejemplares juveniles (Figura 114), lo que demuestra que el cambio de forma producido por este tipo de agresiones puede producirse en estadios muy tempranos de la ontogenia de *Pinna nobilis*, por lo que con el

tiempo la erosión eliminará completamente las pruebas de esta y el tamaño total del ejemplar no representará fielmente su edad.



Figura 114. Ejemplo de individuo juvenil con reconstrucción anterior similar a la del ejemplar 9M, pero donde aún se conserva la porción vieja desechada. Puede observarse un reborde de calcita en la zona ventral. Escala 23 mm. Foto cedida por Nardo Vicente.

3.6.10 Consecuencias de la erosión y la neoformación de la concha en la morfología de *Pinna nobilis* y en las estimas de edad.

Durante la migración posterior de la parte blanda, el volumen ocupado va creciendo progresivamente y el espacio dorsal y ventral que rodea la parte blanda en esta zona crece más rápido que la propia parte blanda del animal. La generación de nuevos ligamentos ventrales a los anteriores y la elevación dorsal de las nuevas capas depositadas en el margen antero-ventral, permiten estrechar la concha dorso-ventralmente, en un proceso continuado estructural y espacialmente con la regeneración anterior de los *loculi*, que en su conjunto produce internamente una imitación de la concha depositada con anterioridad, pero desplazada en dirección posterior y con mayor luz interna. Los procesos erosivos, concentrados sobre la porción anterior en todos sus frentes, se encargan de eliminar poco a poco la concha vieja, dejando la de nueva generación en contacto con el medio. Los individuos irían enterrando su parte anterior puntiaguda cada vez más en el sustrato, pero la longitud de la porción enterrada sería menor que la cantidad real de concha enterrada durante la ontogenia.

La consecuencia más relevante de la reconstrucción de la concha tras una fuerte agresión es una morfología ancha y recta de las valvas y puede suponer la explicación a la forma *papiracea* descrita por Czihak y Dierl (1961).

En este sentido, si volvemos a fijarnos en la silueta del ejemplar 21M, en el apartado 2.8.1, individuo cuya forma y tamaño están ocultando su verdadera edad, se puede observar como el mismo presenta una silueta muy recta, sin ninguna curvatura. Es posible que se trate de un ejemplar que sufrió una agresión anterior importante cuando era juvenil y que haya reconstruido esta zona sin que la erosión haya dejado constancia clara de este evento, ya que sólo puede ser detectado gracias al estudio del registro interno.

La combinación en condiciones naturales de ejemplares que han sufrido niveles distintos de erosión anterior, reconstrucciones tras agresiones graves en el ápice, fracturas importantes de su porción posterior, así como distintas combinaciones de todas ellas en distintos periodos de su ontogenia, podría suponer también una explicación al resto de variedades morfológicas de *Pinna nobilis* que han sido descritas por autores precedentes. En este sentido, las diferencias morfológicas entre individuos que han sufrido mucha erosión anterior como el 11M, con gran curvatura dorsal, o poca erosión anterior como el 1M, muy alargado y con menos curvatura, pueden estar indicando cuales son las pautas morfológicas básicas en condiciones naturales. En última instancia, la forma de los individuos sería consecuencia de las características físico-químicas del hábitat y de todos los factores físicos, el hidrodinamismo, por su efecto de vaivén sobre la concha y la propia tendencia al enterramiento de los individuos en condiciones naturales, tendrían una importancia muy relevante, puesto que ambos producen un fuerte rozamiento de las valvas con el sustrato. Morton (1992, en Akester y Martel, 2000), sugirió que los moluscos epibiontes que se fijan mediante biso requieren de un aumento del grosor de la concha para resistir los efectos destructivos y erosivos del oleaje. Asimismo, diferencias morfológicas en Mytilidos en función de la exposición al oleaje han sido descritas por diversos autores (Seed, 1968; 1973; Akester y Martel, 2000).

En definitiva, el incremento de la longitud antero-posterior de *Pinna nobilis* es el resultado de la diferencia entre el crecimiento bruto y la tasa de destrucción de la concha (Figura 115). En una misma población, la erosión de cada individuo puede variar significativamente según la orientación, el tipo de fondo, su contenido en arena y granulometría, etc., por lo que el grado de acortamiento anterior puede ser muy variable (como demuestran los datos de posiciones del m.a.p antes de la corrección en la Tabla 47). Como consecuencia, la asignación de la edad de un animal únicamente por su tamaño también supone errores muy importantes y sería necesario establecer, en la medida de lo posible, unas pautas morfológicas que junto al tamaño de los individuos, sirvieran para modelizar con un carácter más preciso la edad de cada espécimen. Actualmente, la única forma de conocer con suficiente precisión la edad de *Pinna nobilis* a partir del estudio de la concha, consiste en contar los registros internos de las cuñas de nácar y franjas de calcita. Además, el estudio de las posiciones de los registros internos entre ejemplares de la misma población y rango batimétrico, pueden ser utilizadas también para estimar la magnitud de la erosión en cada ejemplar (como se ha demostrado anteriormente con el ejemplar 11M).

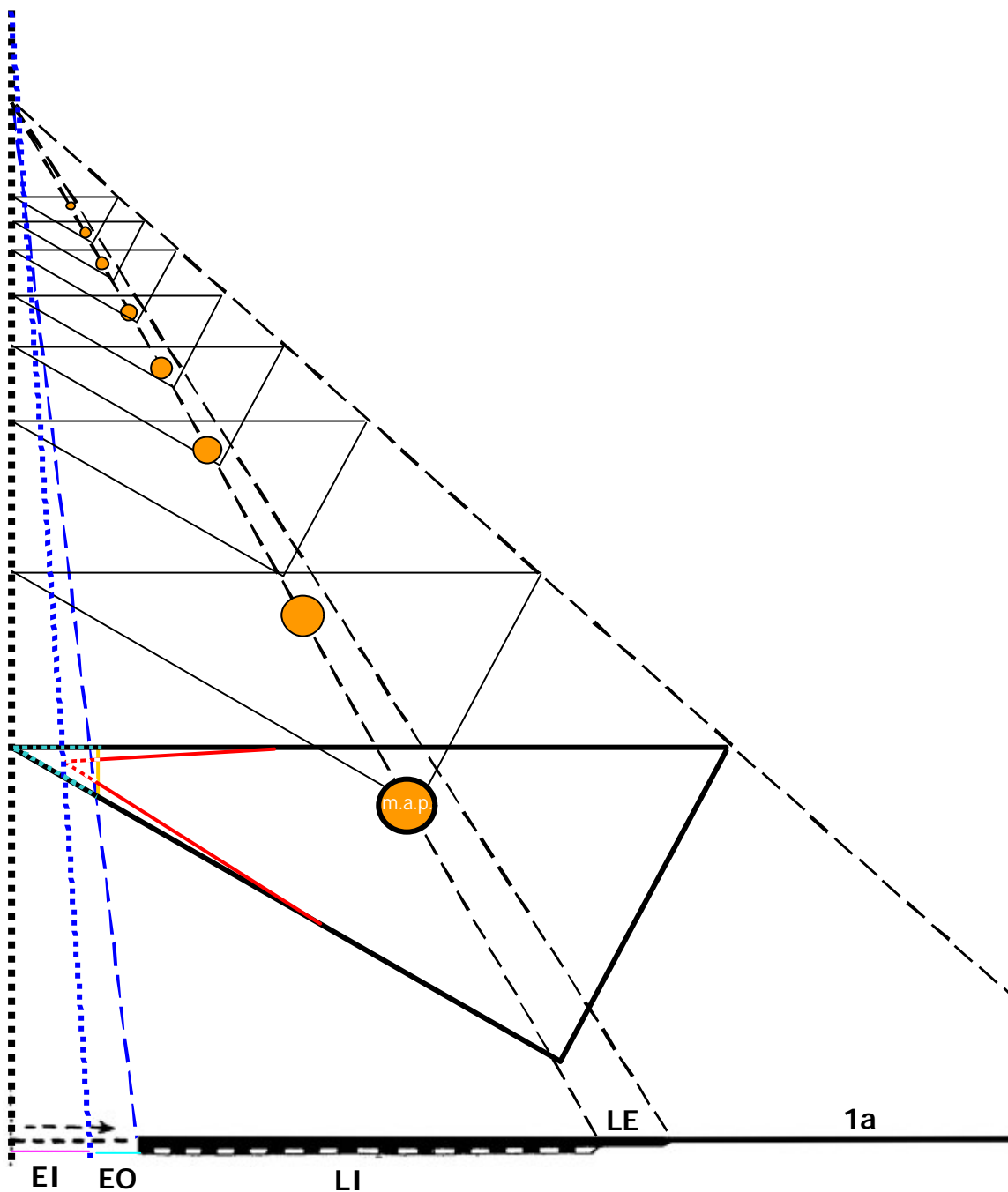


Figura 115. Modificación de la figura de Yonge (1953) donde se ha incluido la neoformación. Los triángulos representan un ejemplar de *Pinna nobilis* en distintos estados de crecimiento. La línea negra punteada indica el inicio anterior real. La línea azul punteada indica el inicio anterior que se estimaría si no se tuviera en cuenta la neoformación de la concha. La línea a rayas azules marca el valor total de la erosión. Las líneas negras con puntos azules y las rojas con puntos blancos en el ejemplar de mayor talla representan la erosión real y la estimada si no se tiene en cuenta la neoformación respectivamente. La línea amarilla en el ejemplar más grande señala el final anterior real de la concha si no se prolonga el borde dorsal y ventral hasta que se junten. EI, erosión ignorada. EO, erosión observada. LE, ligamento externo. LI, ligamento interno. 1a, capa externa del ligamento externo. m.a.p., músculo aductor posterior. En el esquema no se ha tenido en cuenta el pivotamiento ventral de la parte blanda durante la migración posterior.

CAPÍTULO 4. CONCLUSIONES

Se han estudiado diversos aspectos relacionados con la demografía, ecología y biología de *Pinna nobilis*. Para ello ha sido necesario censar los ejemplares de una población localizada en la ensenada de Moraira, realizar un inventario de individuos en dos áreas localizadas a distinta profundidad y muestrear periódicamente las áreas inventariadas durante cinco años. Asimismo, se han desarrollado nuevas ecuaciones para estimar el tamaño total de la concha a partir de las dimensiones de la porción no enterrada, así como un nuevo dispositivo para medir la concha. Además, se ha descrito la estructura y modo fijación al fondo en distintos tipos de sustratos del biso de *Pinna nobilis*, que es un sistema fundamental para la supervivencia de los individuos en ambientes con alto estrés hidrodinámico y para el posible desplazamiento de esta especie. También se ha estudiado la morfometría dinámica de la concha de *Pinna nobilis* y se han establecido las relaciones entre la forma de la concha, la posición y número de los registros que pueden ser utilizados para caracterizar la edad de los ejemplares, los procesos de destrucción y regeneración de las valvas y la edad de los individuos. Por último, se ha abordado por primera vez el estudio *in situ* de la actividad de las valvas de *Pinna nobilis*, para lo cual se ha diseñado y fabricado un nuevo sistema autónomo, que ha permitido registrar la posición de las valvas en tiempo real.

A partir de los resultados obtenidos, se plantean las siguientes conclusiones:

Estructura poblacional

1. La distribución de tallas y la densidad de individuos están relacionados con la profundidad. Los tamaños son más pequeños en cotas superficiales, mientras que la densidad de ejemplares es mayor en las más profundas.

2. Aunque a lo largo de la pradera los ejemplares se encuentran más agregados en las cotas más profundas, la distribución se mantiene aleatoria dentro de las áreas inventariadas a 6 y 13 m de profundidad.

3. No se ha observado ningún cambio de posición de los individuos inventariados durante los cinco años que ha durado el estudio. Por lo tanto, la estructura poblacional de esta especie no es consecuencia del desplazamiento de los individuos por el fondo.

4. La orientación de las valvas en la zona superficial sigue un patrón norte-sur, que coincide con la mayor exposición al oleaje de la ensenada de Moraira. En la zona más profunda estudiada, la orientación de las valvas es aleatoria.

5. Los ejemplares de pequeño tamaño, menores de 30 cm y los más grandes, localizados en las cotas más superficiales, son los que presentan la mayor mortalidad. Asimismo, los individuos localizados en cotas superficiales alcanzan tamaños máximos menores que aquellos localizados en las más profundas. Ambos aspectos contribuyen al aumento de tamaños con la

profundidad, que puede producir la falsa impresión inicial de que los ejemplares pequeños sólo se implantan en zonas superficiales y se desplazan hacia otras más profundas con el desarrollo.

6. La tasa de mortalidad global en la población 2, a 6 m de profundidad, es más del doble de la observada en la población 1, a 13 m de profundidad, lo que explica el aumento de densidad de individuos en las zonas profundas.

7. El estrés producido por las altas velocidades del agua aumenta la probabilidad de muerte de los ejemplares más grandes. Los estudios realizados en laboratorio han demostrado que la posición lateral de la concha respecto al avance del agua, frente a la posición dorso-ventral, supone un incremento de más de cuatro veces en las fuerzas de rozamiento que soportan los individuos. Por lo tanto, el hidrodinamismo puede ser el responsable del considerable aumento de la mortalidad de los individuos más grandes en las zonas superficiales, así como de la orientación preferente de las valvas norte-sur en la población 2, a 6 m de profundidad.

Sistema de fijación

8. Las fanerógamas marinas constituyen el sustrato idóneo para la fijación al fondo de *Pinna nobilis*. En *Posidonia oceanica* el biso forma las estructuras más complejas y elaboradas, produciendo una trama enmarañada entre los filamentos y las partículas del medio. Cuando *P. nobilis* vive en sustratos sin cobertura de fanerógamas marinas, el pie realiza una selección de las partículas a las que fija los filamentos, dependiendo de las características del fondo. En fondos fangosos multiplica los puntos de anclaje, mientras que en fondos arenosos y de maërl, selecciona un número menor de piezas de mayor tamaño, a las que une muchos filamentos.

9. El alto número de filamentos, la complejidad del entramado entre estos y el sustrato y el hecho de que no se haya observado ninguna estructura residual que demuestre su liberación voluntaria, indican que el sistema del biso está muy adaptado para la fijación definitiva al fondo y no para el desplazamiento de los individuos, como sucede por ejemplo en mytilidos.

Actividad de las valvas

10. La utilización del nuevo sistema autónomo de registro *in situ* de las posiciones de las valvas de *Pinna nobilis*, ha permitido descubrir que esta especie no pasa la mayoría del tiempo con las valvas entreabiertas, sino que realiza ciclos circadianos y circalunares de movimientos de las mismas, siguiendo la posición del Sol y la Luna. Estos ritmos se pueden resumir en cuatro pautas:

Pauta 1. Cierre nocturno. Los ejemplares cierran las valvas por la noche, desde el momento de la puesta del Sol hasta su salida. Esta es la pauta más común y se ha observado en el 74,5% del total de días que han durado los

experimentos.

Pauta 2. Abertura nocturna dependiente de la posición y el grado de iluminación de la Luna. Los individuos abren las valvas por la noche, cuando la Luna se encuentra visible en el cielo y está iluminada por encima del 50% y cierran las valvas cuando la Luna se pone, siempre que la puesta ocurra antes de la salida del Sol. Este comportamiento se ha observado en el 75,5% del total de días en los que la Luna tenía el disco iluminado por encima del 50%.

Pauta 3. Cierre diurno de las valvas. Los individuos cierran las valvas por el día durante periodos de tiempo variables. Se trata de una alteración de la pauta 1 y coincide, generalmente, con temporales y tormentas.

Pauta 4. Abertura nocturna de las valvas sin la presencia de la Luna iluminada en el cielo. Los individuos abren las valvas por la noche, durante periodos variables, sin que la Luna esté suficientemente iluminada en el cielo. Igual que la pauta anterior, se trata de una alteración de la pauta 1 y es la menos común de todas, no habiendo sido posible establecer claramente sus causas.

Morfometría dinámica de la concha

11. El estudio de los registros de la porción medio dorsal de la concha ha puesto de manifiesto que existen unos registros internos, compuestos por cuñas de nácar embebidas en la calcita y franjas de calcita, que no coinciden ni en posición ni en número con las marcas del músculo aductor posterior. Estos registros internos se generan por cambios en las tasas de producción de los dos polimorfos de carbonato cálcico y probablemente son producidos anualmente, tal y como ocurre en otras especies de moluscos bivalvos, como *Mytilus californianus*.

12. Las marcas del músculo aductor posterior no reflejan la edad de los individuos. Además, un número elevado de estas marcas son cubiertas por nácar, de forma que en algunos ejemplares adultos, al menos seis de las marcas más viejas pueden estar ocultas. Por lo tanto, las marcas más viejas que se observan en la cara interna de la concha de los individuos adultos no se corresponden con las marcas observadas en los juveniles.

13. Las valvas se ven sometidas a intensos procesos de abrasión en todos los frentes de la porción anterior. Esta erosión es compensada mediante la repetición de las estructuras de la concha, durante la migración posterior de la parte blanda del animal.

14. La erosión anterior y la repetición de estructuras produce una neoformación de la concha durante el crecimiento de los individuos, que supone imprecisiones muy importantes en la caracterización de la edad a partir de la longitud de la concha.

15. Las estructuras del ligamento de *Pinna nobilis* también son repetidas para mantener las valvas unidas cuando las capas más externas se han erosionado. Como consecuencia de la repetición de capas, el ligamento presenta más similitudes con el ligamento duplivincular del bivalvo fósil *Septimyalina*, que con el ligamento planivincular de otros Pterioida.

16. La neoformación de la concha durante el desarrollo tiene la capacidad de producir un cambio morfológico entre juveniles y adultos, sin que cambie la estructura puntiaguda de la concha, pasando de una sección anterior aplanada a otra de forma romboidal con mucha más luz interna.

17. Otra consecuencia morfológica de la neoformación de la concha se observa en los ejemplares con forma ancha y recta, correspondiente con la forma *papyracea*. Todos los individuos estudiados con esta morfología presentan daños en el músculo aductor anterior, la parte blanda ha acelerado la migración posterior y se ha disparado el proceso de generación de un nuevo ápice con forma puntiaguda. Este hecho ha sido interpretado como una prueba de la influencia de la erosión anterior y de la tasa de migración de la parte blanda en el polimorfismo de *Pinna nobilis*.

BIBLIOGRAFÍA

- AAE. 1999. Situación y presiones del medio ambiente marino y del litoral mediterráneo. Oficina de Publicaciones Oficiales de las Comunidades Europeas. Luxemburgo. (<http://www.eea.eu.int>). 137 pp.
- AAVV. 2003. Estudio de impacto ambiental del proyecto de ampliación del Puerto de Jávea, Alicante. Departamento de Zoología, Universitat de València. 181 pp.
- AAVV. 2004. Evaluación de la situación y propuestas de actuación para la conservación de la nacra en el LIC de la Serra Gelada y la Marina Baixa. Contrato de investigación aplicada a la conservación de la nacra (*Pinna nobilis*) en la Comunidad Valenciana. Servicio de Conservación y Gestión de la Biodiversidad. Dirección General de Planificación y Gestión del Medio. Consellería de Territorio y Vivienda, Generalitat Valenciana. 87 pp.
- AAVV. 2005. Guía metodológica para la realización de estudios ambientales en obras de regeneración de playas con arenas procedentes de depósitos marinos. Contribución de la Universidad de Valencia (EG) al 3er Cuaderno Técnico del proyecto Beachmed (Interrec IIIB-MEDOCC). 119 pp.
- Akester, R. J. y Martel, A. L. 2000. Shell shape, dysodont tooth morphology, and hinge-ligament thickness in the bay mussel *Mytilus trossulus* correlate with wave exposure. *Ca. J. Zool.* 78(2): 240-253.
- Allen, J. A., Cook, M. y Jakson, D. J. 1976. Observation on the rate of production and mechanical properties of the byssus threads of *Mytilus edulis* L. *J. Moll. Stud.* 42: 279-289.
- Allen, H. J., Waller, W. T., Acevedo, M. F., Morgan, E. L., Dickson, K. L. y Kennedy, J. H. 1996. A minimally invasive technique to monitor valve-movement behaviour in bivalves. *Environ. Tech.* 17(5): 501-507.
- Anderson, T. W. 1971. An introduction to multivariate statistical analysis. John Wiley & Sons Ed. New York, 284 pp.
- Aresco, M. J. y Guyer, C. 1999. Growth of the tortoise *Gopherus polyphemus* in slash pine plantations of southcentral Alabama. 1999. *Herpetologica* 55(4): 499-506.
- Arizpe, C. O. y Felix, U. R. 1986. Growth of *Pinna rugosa* (Sowerby 1835) in La Paz Bay Mexico. *An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nac. Auton. Mex.* 13: 167-172.
- Armonies, W. 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: Byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *J. Sea Res.* 35(4): 323-334.
- Austen, M. C. y Thrush, S. F. 2001. Experimental evidence suggesting slow or weak response of nematode community structure to a large suspension-feeder. *J. Sea Res.* 46(1): 69-84.
- Backhurst, M. K. y Cole, R. G. 2000. Biological impacts of boating at Kawau Island, north-eastern New Zealand. *J. Environ. Manag.* 60: 239-251.
- Baker, P. y Mann, R. 1997. The postlarval phase of bivalve mollusks: A review of functional ecology and new records of postlarval drifting of Chesapeake Bay bivalves. *Bull. Mar. Sci.* 69(2): 409-430.
- Barberá, C. C., Cañazares, F. S. y Rull, A. L., 1996. Estudio de la población del molusco eulamelibramquio *Pinna nobilis* L., 1758, en el litoral alicantino. Informe Técnico. Diputación de Alicante. 45 pp.

- Bayne, B. L., Hawkins, A. J. S. y Navarro, S. 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 111: 1-22.
- Bell, E. C. y Gosline, J. M. 1996. Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength. *J. Exp. Biol.* 199: 1005-1017.
- Bernard, F. R. y Noakes, D. J. 1990. Pumping rates, water pressures, and oxygen use in eight species of marine Bivalve Molluscs from British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1302-1306.
- Blanchette, C. A. 1997. Size and survival of intertidal plants in response to wave action: a case study with *Fucus gardneri*. *Ecology* 78: 1563-1578.
- Borcherding, J. 1992. Valve movement of the mussel *Dreissena polymorpha* as a monitoring system for bodies of water. *Schriftenr Ver Wasser Boden Lufthyg.* 89: 361-373.
- Borja, A. y Muxica I. 2001. Actualización de los moluscos marinos de la costa vasca, en campañas realizadas por AZTI. *Iberus* 19(2): 67-85.
- Boudouresque, C., F. Meinesz, A. y Panayotidis, P. 1981. Mise en place d'un carre permanent dans un herbier de Posidonies. *Rapp. Comm. Int. Mer Medit.* 27(9): 245-246.
- Butler, A. J. y Brewster, F. J. 1979. Size distributions and growth of the Fan-shell *Pinna bicolor* Gmelin (mollusca: Eulamelibranchia) in South Australia. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 30, 25-39.
- Butler, A. J. y Keough, M. J. 1981. Distribution of *Pinna bicolor* Gmelin (mollusca: Bivalvia) in South Australia, with Observations on recruitment. *Trans. R. Soc. S. Aust.* 105, 29-39.
- Butler, A. J. 1987. Ecology of *Pinna bicolor* Gmelin (Mollusca: Bivalvia) in Gulf St Vincent, South Australia: Density, Reproductive Cycle, Recruitment, Growth and Mortality at Three sites. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 38, 743-769.
- Butler, A., Vicente, N. y De Gaulejac, B. 1993. Ecology of de Pteroid bivalves *Pinna bicolor* Gmelin and *Pinna nobilis* L. *Life* 3(1-2): 37-45.
- Calapaj, G. y Ongaro, D. 1971. Selective assumption of Mn 54 by the Mollusc *Pinna nobilis*. *Rev. Int. Oceanogr. Med.* 21: 125-133.
- Calvín-Calvo, J. C. 1999. El litoral sumergido de la región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Región de Murcia. 127 pp.
- Calvin-Calvo. 2001. Especies marinas singulares en el litoral de Murcia. Dirección General del Medio Natural. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente, Región de Murcia. 63 pp.
- Camille, M. 1996. Etude de l'ecologie de *Pinna nobilis* Linne (1758), Mollusque bivalve, sur la cote nord Libanaise. Memoria de Licenciatura. Faculte de St. Jerome, aix Marseille III. 19pp.
- Carter, J. G. 1980. Environmental and biological controls of Bivalve shell mineralogy and microstructure. En: Rhoads, D. C. y Lutz, R. A. eds.: Skeletal growth of aquatic organisms. Biological records of environmental change. Premium Press. New York and London. pp 69-113.
- Carter, J. G. 1990. Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. Volume I. Van Nostrand Reinhold. New York. 832 pp.
- Catsiki, V. A. y Catsilieri, Ch. 1992. Presence of chromium in *P. nobilis* collected from a polluted area. *Fresenius Envir. Bull.* 1: 644-649

- Catsiki, V. A., Catsilieri, Ch., y Gialamas, V. 1994. Chromium distribution in benthic species from a gulf receiving tannery wastes (Gulf of Geras - Lesbos Island, Greece). *Sci. Total Environ.* 145(1-2): 173-185.
- Cerrato, R. M. 1980. Demographic analysis of bivalve populations. En: Rhoads, D. C. y Lutz, R. A. eds.: *Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change.* Premium Press. New York and London. 417-465.
- Ceruti, A. 1938/39. Ulteriori notizie sull'allevamento della *Pinna nobilis* L. nel Mar Piccolo di Tarento. *La Ricerca Sci.* 18: 1110-1120.
- Charles, F. 1993. Utilization of fresh detritus derived from *Cystoseira mediterranea* and *Posidonia oceanica* by the deposit-feeding bivalve *Abra ovata*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 174: 43-64.
- Cheung, S. G. y Shin, P. K. S. 2005. Size effects of suspended particles on gill damage in green-lipped mussel *Perna viridis*. *Mar. Poll. Bull.* *En prensa.*
- Chou, T. 1996. Relative stereochemistry of pinnatoxin A, a potent shellfish poison from *Pinna muricata*. *Tetrahedron Lett.* 37: 4023-4026.
- Chou, T., Kuramoto, M., Otani, Y., Shikano, M., Yazawa, K. y Uemura, D. 1996. Pinnaic acid and taupinnaic acid: Two novel fatty acids composing a 6-Azaspiro[4.5]decane unit from the Okinawan bivalve *Pinna muricata*. *Tetrahedron Lett.* 37: 3871-3874.
- Combelles, S., Moreteau, J. C. y Vicente, N. 1986. Contribution a la connaissance de l'ecologie de *Pinna nobilis* L. (Mollusque eulamelibranche). *Sci. Rep. Port-Cros Nat. Park* 12: 29-43.
- Corriero, G. y Pronzato, R. 1987. Epibiotic sponges on the bivalve *Pinna nobilis*. 1. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35(1-2): 75-82.
- Côte, I. M. 1995. Effects of predatory crab effluent on byssus production in mussels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 188: 233-241.
- Coyne, K. J., Qin, X. X. y Waite, J. H. 1997. Extensible collagen in mussel byssus: A natural block copolymer. *Science* 277: 1830-1832.
- Crandford, P. J. y Grant, J. 1990. Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 137: 105-121.
- Cuif, J. P., Denis, A., Flamand, D. y Frerotte, B. 1985. Étude ultrastructurale de la transition prismes/nacre dans le test de *Pinna nobilis* L. *Tra. Sci. Parc. Natl. Port-Cros* 11, 95-107.
- Cuif, J. P., Denis, A. y Raguideau, A. 1983. Observations sur les modalités de mise en place de la couche prismatique du test de *Pinna nobilis*. *Haliotis* 13: 131-141.
- Cuif, J. P. y Raguideau, A. 1982. Observations sur l'origine de l'individualité cristallographique des prismes de *Pinna nobilis* (L.). *Comptes Rendus Hebdomadaires et Séances Acad. Sci. Paris (Ser III)* 295: 173-180.
- Cummings, V. J., Thrush, S. F., Hewitt, J. E. y Funnell, G. A. 2001. Variable effect of a large suspension-feeding bivalve on infauna: experimenting in a complex system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209: 159-175.
- Cummings, V. J., Thrush, S. F., Hewitt, J. E. y Turner, S. J. 1998. The influence of the pinnid bivalve *Atrina zelandica* (Gray) on benthic macroinvertebrate communities in soft sediment habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 228: 227-240.

- Czihak, G. y Dierl, W. 1961. *Pinna nobilis* L. eine präparationsanleitung. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart. 44pp.
- De Gaulejac, B. 1995. Mise en évidence de l'hermafroditisme successif à maturation asynchrone de *Pinna nobilis* (L.) (Bivalvia: Pterioidea). C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, Biologie et pathologie animal. 318: 99-103.
- De Gaulejac, B., Henry, M. y Vicente, N. 1995a. An ultrastructural study of the gametogenesis of the marine bivalve *Pinna nobilis* (Linnaeus 1758) I. oogenesis. J. Moll. Stud. 61: 375-392.
- De Gaulejac, B., Henry, M. y Vicente, N. 1995b. An ultrastructural study of the gametogenesis of the marine bivalve *Pinna nobilis* (Linnaeus 1758) II. spermatogenesis. J. Moll. Stud. 61: 393-403.
- De Gaulejac, B. y Vicente, N. 1990. Ecologie de *Pinna nobilis* (L.) mollusque bivalve sur les côtes de Corse. Essais de transplantation et expériences en milieu contrôlé. Haliotis 10: 83-100.
- Demir, M. 2003. Shells of Mollusca Collected from the Seas of Turkey. Turk. J. Zool. 27: 101-140.
- Denny, M., 1995. Predicting physical disturbance: mechanistic approaches to the study of survivorship on wave swept shores. Ecol. Monogr. 65(4): 371-418.
- Denny, M., 1999. Are there mechanical limits to size in wave-swept organisms?. J. Exp. Biol. 202: 3463-3467.
- Denny, M. 2000. Limits to optimization: fluid dynamics, adhesive strength and the evolution of shape in limpet shells. J. Exp. Biol. 203: 2603-2622.
- Denny, M. y Blanchette, C. A. 2000. Hydrodynamics, shell shape, behaviour and survivorship in the owl limpet *Lottia gigantea*. J. Exp. Biol. 203: 2623-2639.
- Dodd, J. R. 1964. Environmentally controlled variation in the shell structure of a pelecypod species. J. Paleontol. 38: 1065-1071.
- Duarte, C. M., Agustí, S, Kennedy, H. y Vaqué, D. 1999a. The Mediterranean climate as a template for Mediterranean marine ecosystems: the example of the northeast Spanish littoral. Progr. Oceanogr. 44: 245-270.
- Duarte, C. M., Benavent, E. y Sanchez, M. C., 1999b. The microcosm of particles within seagrass (*Posidonia oceanica*) canopies. Mar. Ecol. Prog. Ser. 181: 289-295.
- Dykhuizen, G. V. y Mollet, H. 1992. Growth, age estimation and feeding of captive sevengill sharks, *Notorynchus cepedianus*, at the Monterey Bay Aquarium. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 43: 297-318.
- Elliott, J. M. 1983. Some methods for the Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates. Freshwater Biological Association Scientific Publication N° 25. Oxford. 157 pp.
- El-Shenawy N. S. 2004. Heavy-metal and microbial depuration of the clam *Ruditapes decussatus* and its effect on Bivalve behaviour and physiology. Environ. Toxicol. 19: 143-153.
- Englund, V. y Heino, M. 1994a. Valve movement of the freshwater mussel *Anodonta anatina*: a reciprocal transplant experiment between lake and river. Hydrobiologia 328(1): 49-56.
- Englund, V. y Heino, M. 1994b. Valve movement of *Anodonta anatina* and *Unio*

- tumidus* (Bivalvia, Unionidae) in a eutrophic lake. *Ann. Zool.* 31: 257-262.
- Englund, V., Heino, M. y Melas, G. 1994. Field method for monitoring valve movements of bivalved molluscs. *Wat. Resour.* 28(10): 2219-2221.
- Fabens, A. J. 1965. Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. *Growth* 29: 265-289.
- Faulkner, D. J. 1998. Marine natural products. *Nat. Prod. Rep.* 15: 113-158.
- Fiorito, G. y Gherardi, F. 1999. Prey-handling behaviour of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) on bivalve preys. *Behav. Proc.* 46: 75-88.
- Fisher, N. I. 2000. Statistical analysis of circular data. Cambridge University Press. New York. 277 pp.
- Foster-Smith, R. L. 1978. The function of the pallial organs of bivalves in controlling ingestión. *J. Moll. Stud.* 44: 83-99.
- Foulquie, M. y Dupuy, de la G. 2003. Mise en place d'un suivi des grandes naces (*Pinna nobilis*) dans la zone Natura 2000 des "Posidonies du Cap d'Agde", Hérault, France. *Mem. Inst. Oc. Paul Ricard.* pp 49-55.
- Gacia, E. y Duarte, C. M., 2001. Sediment Retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* Meadow: The Balance between Deposition and Resuspensión. *Est. Coast. Shelf Sci.* 52: 505-514.
- Gacia E., Granata T. C. y Duarte, C. M. 1999. An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquat. Bot.* 65: 255-268.
- García-Gómez, J. C. 1983. Estudio comparado de las tanatocenosis y biocenosis malacológicas del Estrecho de Gibraltar y áreas próximas. *Iberus*, 3 : 75-90. (1-2) : 341-345.
- García-March, J. R., 2000. Contribución al conocimiento de la Biología del Molusco Bivalvo *Pinna nobilis* L., 1758, en el litoral de Alicante (España). Tesis de Licenciatura. 114 pp.
- García-March, J. R. 2003. Contribution to the knowledge of the status of *Pinna nobilis* (L.) 1758 in Spanish coasts. *Mem. Inst. Oc. Paul Ricard.* pp 29-41.
- García-March, J. R. y Ferrer, J. 1995. Biometría de *Pinna nobilis* L., 1758: una revisión de la ecuación de de Gaulejac y Vicente (1990). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 11: 175-181.
- García-March, J. R. y García-Carrascosa, A. M. (2003). Diseño de metodologías de evaluación de parámetros poblacionales e indicadores de impacto para el molusco bivalvo *Pinna nobilis* en el litoral de la Comunidad Valenciana. Contrato de investigación aplicada a la conservación de la nacra (*Pinna nobilis*) en la Comunidad Valenciana. Servicio de Conservación y Gestión de la Biodiversidad. Dirección General de Planificación y Gestión del Medio. Consellería de Territorio y Vivienda, Generalitat Valenciana. 54 pp.
- García-March, J. R., García-Carrascosa, A. M. y Peña, A. L. 2002. *In situ* measurement of *Pinna nobilis* shells for age and growth studies: a new device, *Mar. Ecol. P.S.Z.N.* 23(3): 207-217.
- García-March, J. R., García-Carrascosa, A. M., Peña Cantero, A. L. y Wang, Y. G. (a). Study of the population structure, mortality and growth of *Pinna nobilis* in two populations located at different depths in Moraira bay. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* *en prensa*.
- García-March, J. R., García-Carrascosa, A. M. y Pérez-Rojas, L. (b). Influence of

- hydrodynamic forces on *Pinna nobilis* population structure. The critical combination of drag force, water depth and shell orientation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. *en prensa*.
- García-March, J. R., García-Carrascosa, A. M. y Sanchis-Solsona, M. A. (c). Valve movement of *Pinna nobilis*: evidences of *in situ* diurnal and monthly rhythms. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. *En prensa*.
- García-March, J. R y Márquez-Aliaga, A. *Pinna nobilis* form and age. The influence of the species shell neof ormation on the development of size-age estimations. J. Moll. Stud. *En prep*.
- Giacobbe, S. 2002. Epibiontic mollusc communities on *Pinna nobilis* L. (Bivalvia, Mollusca). J. Nat. History 36(12): 1385-1396.
- Giese, A. C. y Pearse, J. S. 1974. Introduction: general principles. En: Giese, A. C. y Pearse, J. S. eds.: Reproduction of Marine Invertebrates, Volume I, Acoelomate and Pseudocoelomate metazoans. pp 2-38.
- Giraud, G. 1977. Essai de classement des herbiers de *Posidonia oceanica*. (Linné) Delile. Bot. Mar. 20: 487-491.
- Glaus, K. J. 1968. Factors influencing the production of byssus threads in *Mytilus edulis*. Biol. Bull. 135: 420.
- Gómez-Alba, J. A. S. 1988. Guía de campo de los fósiles de España y de Europa. Ediciones Omega S. A., Barcelona. 925 pp.
- Granata, T. C., Serra, T., Colomer, J., Casamitjana, X., Duarte, C. M. y Gacia E., 2001. Flow and particle distributions in a nearshore seagrass meadow before and after a storm. Mar. Ecol. Prog. Ser. 218: 95–106.
- Grant, J., Emerson, C. W. y Shumway, S. E. 1992. Orientation, passive transport, and erosion features of the sea scallop *Placopecten magellanicus* in the benthic boundary layer. Canad. J. Zool. 71: 953-950.
- Grave, B. H. 1911. Anatomy and physiology of the wing shell, *Atrina rigida*. Bull. U. S. Bur. Fish. 29: 409-439.
- Green, M. O., Hewitt, J. E. y Trush, S. F. 1998. Seabed drag coefficient over natural beds of horse mussels (*Atrina zelandica*). J. Mar. Res. 56: 613-637.
- Guallart, J. 2000. Seguimiento de *Pinna nobilis*. En: *Control y Seguimiento de los Ecosistemas del R.N.C. de las Islas Chafarinas*. Informe GENA S.L. para O.A.P.N. (Ministerio de Medio ambiente). pp 480-489.
- Guidetti, P., Lorenti, M., Buia, M.C. y Mazzella, L. 2002. Temporal dynamics and biomass partitioning in three Adriatic seagrass species: *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa*, *Zostera marina*. Mar. Ecol. P.S.Z.N. 23(1): 51-67.
- Gulland, J. A. 1988: FAO/WILEY Series on Food and Agriculture, Volume 1. Fish Stock Assesment: a manual of basic methods. John Wiley & Sons, Chichester. 223 pp.
- Harmelin, J. G. 1977. Bryozoaires des Iles d'Hyeres: cryptofaune bryozoologique des valves vides de *Pinna nobilis* rencontrées dans les herbiers de Posidonies. Trav. Sci. Parc. Nat. Port-Cros 3 : 143-157.
- Morse, M. P. y Zardus, J. D. 1997. Mollusca II. En: Harrison F. W. y Kohn A. J. eds.: Microscopic Anatomy of Invertebrates. John Wiley & Sons, Inc. Publication. New York. pp 7-118.
- Higginns, P. J. 1980. Effects of food availability on the valve movements and feeding behaviour of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). I. Valve

- movements and periodic activity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 45: 229-244.
- Hignette, M. 1984. Organotropisme et accumulation de manganese chez le mollusque eulamelibranche *Pinna nobilis* Linné. *J. Rech. Océanogr.* 9, 72-74.
- Hipeau-Jacquotte, R. 1972. Etude des crevettes Pontoniinae (Paleomonidae) associées aux Mollusques Pinnidae à Tulear (Madagascar) II. Alimentation. *Tethys* 3: 287-295.
- <http://hee.ouvaton.org>
- Jackson, R. T. 1890. Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their allies. *Mem. Boston Soc. Nat. Hist.* 4: 277-400.
- Jakson, S. F., Kelly, F. C., North, A. C. T., Randall, J. T., Seeds, W. E., Watson, M. y Wilkinson, G. R. 1953. The byssus threads of *Mytilus edulis* and *Pinna nobilis*. En: Randall, J. T. y Jackson, S. F. eds.: *Nature and Structure of collagen*. pp 106-116. London, Butterworths.
- James, I. R. 1991. Estimation of Von Bertalanffy growth curve parameters from recapture data. *Biometrics* 47: 1519-1530.
- Jones, H. D., Richards, O. G. y Hutchinson, S. 1990. The role of ctenidial abfrontal cilia in water pumping in *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 143: 15-26.
- Kees, J. M. K., Henk, A. J. y Zwart, D. 1989. The valve movement response of mussels: a tool in biological monitoring. *Hidrobiologia* 188-189: 433-443.
- Kennedy, H., Richardson, C. A., Duarte, C. M. y Kennedy, D. P. 2001. Diet and association of *Pontonia pinnophylax* occurring in *Pinna nobilis*: insights from stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 81(1): 177.
- Kennedy, H., Richardson, C. A., Duarte, C. M. y Kennedy, D. P. 2003. Oxygen and carbon stable isotopic profiles of the fan mussel, *Pinna nobilis*, and reconstruction of sea surface temperatures in the Mediterranean. *Mar. Biol.* 139(6): 1115-1124.
- Kennett, R. 1996. Growth Models for Two Species of Freshwater Turtle, *Chelodina rugosa* and *Elseya dentata*, from the Wet-dry Tropics of Northern Australia. *Herpetologica* 52(3): 383-395.
- Kigoshi, H., Hayashi y N., Uemura, D., 2001. Stereoselective synthesis of pinnamine, an alkaloidal marine toxin from *Pinna muricata*. *Tetrahedron Lett.* 42: 7469-7471.
- Kuramoto, M., Chou, T. y Uemura, D. 1999. Structures and functions of marine bioactive alkaloids. *J. Synth. Org. Chem.* 57: 105-115.
- Langdon, C. J. y Newell, R. I. E. 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 58: 299-310.
- Leyva, V. I., Maeda-Martinez, A. N., Sicard, M. T., Roldan, L. y Robles, M. M. 2001. Halotolerance, upper thermotolerance, and optimum temperature for growth of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shell. Res.* 20: 49-54.
- Liang, K. L. y Zeger, S. L. 1986. Longitudinal data analysis using generalised linear models. *Biometrika* 73: 13-22.
- Liang, X. Y. y Morton, B. 1988. The palial organ of *Atrina pectinata* (Bivalvia: Pinnidae): its structure and function. *J. Zool. Soc. L.* 216: 469-477.

- Lison, L. 1949. Recherches sur la forme et la mécanique de développement des coquilles des lamellibranches. Mem. Inst. Sci. Nat. Belg. 34: 1-87.
- Litzgus, J. D. y Brooks, R. J. 1998. Growth in a cold environment: body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, *Clemmys guttata*. Ca. J. Zool. 76: 773-782.
- Maller, R. A. y de Boer, E. S. 1988. An analysis of two methods of fitting the Von Bertalanffy curve to capture-recapture data. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 39: 459-466.
- Marbá, N., Duarte, C. M., Cebrian, J., Gallegos, M. E., Olesen, B. y Sand Jensen, K. 1996. Growth and population dynamics of *Posidonia oceanica* in the Spanish Mediterranean coast: elucidating seagrass decline. Mar. Ecol. Progr. Ser. 137: 207-213.
- Marin, F., Corstjens, P., De Gaulejac, B., Vrind-De Jong, E. y Westbroek, M. 2000. Mucins and molluscan calcification: Molecular characterization of mucoperlin, a novel mucin-like protein from the nacreous shell layer of the fan mussel *Pinna nobilis* (Bivalvia, Pteriomorpha). J. Biol. Chem. 275(27): 20667-20675.
- Marin, F., de Groot, K. y Westbroek, P. 2003a. Screening molluscan cDNA expression libraries with anti-shell matrix antibodies. Protein Expression and Purification 30(2): 246-252.
- Marin, F., Gillibert, M., Westbroek, P., Muyzer, G. y Dauphin, Y. 1999. Evolution: disjunct degeneration of immunological determinants. Geol. Mijnb 78(2): 135-139.
- Marin, F., Muyzer, G. y Dauphin, Y. 1994. Caractérisations électrophorétique et immunologique des matrices organiques solubles des tests de deux Bivalves Ptériomorphes actuels, *Pinna nobilis* (L.) et *Pinctata margaritifera* (L.). C. R. Acad. Sci. Paris 318(2): 1653-1659.
- Marin, F., Pereira, L. y Westbroeck, P. 2001. Large-scale fractionation of molluscan shell matrix. Prot. Expr. Purif. 23: 175-179.
- Marin, F., Westbroek, P. y de Groot, K. 2003b. The proteinaceous constituents of the shell of *Pinna nobilis*. Mem. Inst. Océanogr. Paul Ricard. pp 77-90.
- Markich S. J., Brown, P. L. Jeffree, R. A. y Lim R. P. 2000. Valve movement responses of *Velesunio angasi* (Bivalvia: Hyriidae) to manganese and uranium: an exception to the free ion activity model. Aquat. Toxicol. 51: 155-175.
- Massel, S. R. 1996. Ocean Surface Waves: Their Physics and Prediction. London. World Scientific.
- Massel, S. R. y Done, T. J. 1993. Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. Coral Reefs 12: 153-166.
- McGarvey, R., Ferguson, G. J. y Prescott, J. H. 1999. Spatial Variation in mean growth at Size of Southern Rock Lobster, *Jasus edwardsii*, in South Australian Waters. Mar. Fresh. Res. 50: 333-342.
- Mears, L. 2002. A study of the epibiotic polychaetes on the fan mussel *Pinna nobilis* from the south-east Spanish Mediterranean. Final report, Erasmus Fellowship Project, University College of Swansea. 24 pp.
- Medioni E. y Vicente, N. 2003. Etude de la cinétique des populations de *Pinna nobilis* (L.) 1758, sur le littoral méditerranéen français. Mem. Institut

- Océanogr. Paul Ricard. pp 43-48.
- Mihailinovic, M. 1955. Lostura. Morsko Ribarstvo 7: 113-114.
- Moreteau, J. C. 2003. Comparaison de modèles de croissance chez *Pinna nobilis* et autres mollusques. Mem. Institut Océanogr. Paul Ricard. pp 63-76.
- Moreteau, J. C. y Vicente, N. 1980. Etude morphologique et croissance de *Pinna nobilis* L. (Mollusque Eulamelibranche) dans le parc national sous-marin de Port-Cros (Var-France). Vie Mar. 2: 52-58.
- Moreteau J. C. y Vicente N. 1982. Evolution d'une population de *Pinna nobilis* L. (Mollusca, Bivalvia). Malacologia 22(1-2): 341-345
- Morton, N. 1992. The evolution and success of the heteromyarian form in the Mytiloidea. En: E. Gosling, Ed.: The mussel *Mytilus*: ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam. pp. 21-48.
- Murillo, L. 1995. Adiciones a la malacofauna del Mar menor (Murcia). I Noticiario del SEM 23: 35-39.
- Murillo, L. y Talavera, P. A. 1983. Aportación a la malacología de una laguna litoral: el Mar Menor (Murcia). Iberus 3: 15-28.
- Narvaez, N., Lodeiros, C., Freitas, L., Nunez, M., Pico, D. y Prieto, A. 2000. Abundance of *Pinna carnea* (Mytiloidea: Pinnacea) juveniles in suspended-frame culture. Rev. Biol. Trop. 48: 785-797.
- Nelson, T. C. 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica*, and *C. angulata*. J. Morph. 107: 163-191.
- Nikora, V., Green, M. O., Thrush, S. F., Hume, T. M. y Goring, D. 2002. Structure of the internal boundary layer over a patch of pinnid bivalves (*Atrina zelandica*) in an estuary. J. Mar. Res. 60: 121-150.
- Norkko, A., Hewitt, J. E., Thrush, S. F. y Funnell, G. A. 2001. Benthic-pelagic coupling and suspension-feeding bivalves: linking site-specific sediment flux and biodeposition to benthic community. Limnol. Oceanogr. 46: 2067-2072.
- Ochoa, J. I., Sierra-Beltran, A. P., Olaiz, F. G. y Villar-Ponce, L. M. 1998. Should mollusk toxicity in Mexico be considered a public health issue? J. Shell. Res. 17: 1671-1673.
- Owen, G. 1953. The shell in the Lamellibranchia. Q. J. Microscop. Sci. 94: 57-70.
- Palumbi S. R. 1986. How body plans limit acclimation: responses of a demosponge to wave force. Ecology 67: 208-214.
- Pérez-Ruzafa, A. 1986. Estudio ecológico y bionómico de los poblamientos bentónicos del Mar Menor (Murcia, SE de España). Tesis Doctoral, Universidad de Murcia. 751 pp.
- Porcheddu, A., Castelli, A. y Romor, R. 1998. Considerazioni su un popolamento di *Pinna nobilis* L., nel Golfo degli Aranci (Sardegna nord-orientale): prospettive di salvaguardia. Boll. Malacol. 33(1-4): 21-24.
- Price, H. A. 1983. Structure and formation of the byssus complex in *Mytilus* (Mollusca, Bivalvia). J. Moll. Stud. 49: 9-17.
- Qin X. X., Coyne, K. J. y Waite, J. H. 1997. Tough tendons - Mussel byssus has collagen with silk-like domains. J. Biol. Chem. 272(51): 32623-32627.
- Ramos, M. A. 1998. Implementing the habitats directive for mollusc species in Spain. J. Conchol. Spec. Publ. 2: 125-132.
- Ratkowsky, D. D. 1985. Statistical Properties of Alternative Parameterizations of

- the Von Bertalanffy Growth curve. *Ca. J. Fish. Aquatic Sci.* 43: 742-747.
- Remier, O. y Tedengren, M. 1997. Predator-induced changes in byssal attachment, aggregation and migration in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 30(4): 251-266.
- Richardson, C. A., Kennedy, H., Duarte, C. M., Kennedy, D. P. y Proud, S. V. 1999. Age and growth of the fan mussel *Pinna nobilis* from south-east Spanish Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Mar. Biol.* 133: 205-212.
- Richardson C. A., Kennedy, H., Duarte, C. M. y Proud, S. V. 1997. The occurrence of *Pontonia pinnophylax* (Decapoda, Natantia, Pontoniinae) in *Pinna nobilis* (Mollusca, Bivalvia, Pinnidae) from the Mediterranean. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 77(4): 1227-1230.
- Richardson C. A., Peharda, M., Kennedy, H. Kennedy, P. y Onofri V. 2004. Age, growth rate and season of recruitment of *Pinna nobilis* (L) in the Croatian Adriatic determined from Mg:Ca and Sr:Ca shell profiles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 299(1): 1-16.
- Riva, A. 2003. Approche méthodologique de quelques paramètres bioénergétiques chez *Pinna nobilis*. *Mem. Inst. Océanogr. Paul Ricard.* pp 91-101.
- Roberts, D. 1984. A comparative study of *Lasaea australis*, *Vulsella spongiarum*, *Pinna bicolor* and *Donacilla cuneata* (Mollusca Bivalvia) from Princess Royal Harbor, Western Australia. *J. Moll. Stud.* 50: 129-136.
- Rodríguez, J. C., Maeda-Martinez, A. N., Valdez, M. E., Reynoso, G. T., Monsalvo, S. P., Prado, A. D., Cardoza, V. F., Robles, M. M. y Sicard, M. T. 2001. The effect of temperature on the reproductive maturity of the penshell *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae). *J. Shell. Res.* 20: 39-47.
- Roegner, C. 1995. Why clams are happy at high tide: Byssal drifting in *Macoma balthica*. En: Grassle. J. P. Kelsey, A. Oates, E. Snelgrove eds.: Twenty Third Benthic Ecology Meeting. Rutgers the State Univ. New Brunswick, N. J. USA. Inst. Marine Coastal Sciences.
- Ros. J., Olivella, I. y Gili, J. 1984. Els Sistemes Naturals de les Illes Medes. *Inst. Estud. Cat., Arx. Sec. Cien.* 73, Barcelona, 828 pp.
- Sainsbury, K. J. 1980. Effect of individual variability on the Von Bertalanffy growth equation. *Ca. J. Fish. Aquatic Sci.* 37: 241-247.
- Sanjaume, E. 1985. Las costas valencianas. Sedimentología y morfología. Valencia. Sección de Geografía, Universidad de Valencia. Tesis Doctoral. 505 pp.
- Schirripa, M. J. y Burns, K. M. 1997. Growth estimates for three species of reef fish in the eastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 6(3): 581-591.
- Seed, R. 1968. Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 48: 561-584.
- Seed, R. 1973. Absolute and allometric growth in the mussel, *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Bivalvia). *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 40: 343-357.
- Seed, R. 1980. Shell growth and form in the bivalvia. En: Rhoads, D. C. y Lutz, R. A. eds: Skeletal Growth of Aquatic Organisms. Biological Records of Environmental Change. Premium Press. New York and London. 23-67.
- Seilacher, A. 1982. The Kinetic valves of *Pinna*. *N. Jahr. Geol. Paleontol. Abhand.*

- 164: 236-238.
- Shumway, S. E., Cucci, T. L., Newell, R. C. y Yentsch, C. M. 1985. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91: 77-92.
- Siddon C. E. y Witman, J. D. 2003. Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 261: 99-110.
- Siletic, T. y Peharda, M. 2003. Population study of the fan shell *Pinna nobilis* L. in Malo and Veliko Jezero of the Mljet National park (Adriatic Sea). *Sci. Mar.* 67(1): 91-98.
- Silvestre, J. 2000. Faunística y ecología de los crustáceos decápodos de las islas Chafarinas (Mar de Alborán, Mediterráneo occidental) y estudio de sus variaciones temporales en las praderas de *Posidonia oceanica*. Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal, Universidad de Valencia. 436 pp.
- Simon, A. y Poulicek, M. 1990. Biodegradation anaérobique des structures squelettiques en milieu marine: I. Approche morphologique. *Cah. Biol. Mar.* 31: 95-105.
- Simon, A., Poulicek, M., Machiroux, R. y Thorez, J. 1990. Biodegradation anaérobique des structures squelettiques en milieu marin: II approche chimique. *Cah. Biol. Mar.* 31: 365-384.
- Smeathers, J. E. y Vincent, J. F. V. 1979. Mechanical properties of mussel Byssus threads. *J. Moll. Stud.* 45: 219-230.
- Smyrniotopoulos, V., Abatis, D., Tziveleka, L. A., Tsitsimpikou, C., Roussis V., Loukis, A. y Vagias C. 2003. Acetylene sesquiterpenoid esters from the green alga *Caulerpa prolifera*. *J. Nat. Prod.* 66(1): 21-4.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1994: *Biometry*. W. H. Freeman and Co., New York. 859 pp.
- Soniat, T. M. y Taylor, K. W. 1988. A microcomputer-based shell activity monitor for oysters. *Aquaculture* 71: 159-163.
- Stenta, M. 1927. Di un singolare individuo di *Pinna nobilis* L. diminuito della regione apicale. *Boll. Soc. Adriat. Sci. Nat.* 29: 205-241.
- Takada, N., Suenaga, K., Yamada, K., Zheng, S. Z., Chen, H. S. y Uemura, D. 1999. Isolation and structures of attenols A and B. Novel bicyclic triols from the Chinese bivalve *Pinna attenuata*. *Chem. Lett.* 10: 1025-1026.
- Takada, N., Umemura, N., Suenaga, K., Chou, T., Nagatsu, A., Haino, T., Yamada, K. y Uemura, D. 2001. Pinnatoxins B and C, the most toxic components in the pinnatoxin series from the Okinawan bivalve *Pinna muricata*. *Tetrahedron-Lett.* 42: 3491-3494.
- Takatani, T., Akaeda, H., Arakawa, O. y Noguchi, T. 1997. Occurrence of paralytic shellfish poison (PSP) in bivalves, along with mossworm adherent to their shells, collected from Fukue Island, Nagasaki, Japan, during 1995 and 1996. *J. Food Hygienic Society of Japan* 38: 430-434.
- Taylor, J. D., Kennedy, W. J. y Hall, A. 1969. The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction. *Nuculacea-Trigonacea*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*. Suplemento 3. 125 pp.
- Taylor, J. D. y Layman, M. 1972. The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures. *Paleontology* 15: 73-87.

- Templado, J. 2001. *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758. En: Ramos, M. A., Bragado D. y Hernández J. eds.: Los Invertebrados no insectos de la "Directiva Hábitat" en España. Ministerio de Medio Ambiente, Serie Técnica, Madrid. pp 82-92.
- Templado, J. 2002. *Pinna nobilis*. En: Templado, J. y Calvo, M. eds.: Flora y fauna de la Reserva marina de las islas Columbretes. Secretaría General de Pesca Marítima (MAPA). pp 126-129.
- Templado, J., Calvo, M., Garvía A., Luque, A. A., Maldonado, M. y Moro, L. 2004. Guía de invertebrados y peces Marinos protegidos por la legislación nacional e internacional. MMA-CSIC. Madrid, 214 pp.
- Terrados, J. y Duarte, C. M. 2000. Experimental evidence of reduced particle resuspension within a seagrass (*Posidonia oceanica* L.) meadow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 243: 45-53
- Thomas, M. L. H. 1982. A physically derived exposure index for marine shorelines. Ophelia 8: 1-13.
- Thorin, S., Bourdages, H. y Vincent, B. 1998. Study of siphon activity in *Mya arenaria* (L.) in the intertidal zone by means of an underwater video camera. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 224: 205-224.
- Torner, P. 1999. Efectos producidos por fuentes de luz de diferentes longitudes de onda sobre el zooplancton nocturno del archipiélago de las Chafarinas (SE Mar de Alborán, Mediterráneo occidental). Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. 456 pp.
- Trueman, E. R. 1950. Observations on the ligament of *Mytilus edulis*. Q. J. Microsc. Sci. 91: 225-235.
- Ubukata, T. 2001. Stacking increments: a new model and morphospace for the analysis of Bivalve shell growth. Histor. Biol. 15: 303-321.
- Ubukata, T. 2003. A theoretical morphologic analysis of bivalve ligaments. Paleobiology 29(3): 369-380.
- Uryu, Y., K. Iwasaki, y M. Hinoue. 1996. Laboratory experiments on behaviour and movement of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker). J. Moll. Stud. 62: 327-341.
- Van Keulen, M. y Borowitzka., M. A. 2000. Comparison of water velocity profiles through morphologically dissimilar seagrasses. Biol. Mar. Medit. 7(2): 143-146.
- Vicente N. 1990. Estudio ecológico y protección del molusco lamelibranquio *Pinna nobilis* L. 1758 en la costa mediterránea. Iberus 9(1-2): 269-279.
- Vicente, N. 2003. Le grande nacre de Méditerranée *Pinna nobilis*. Mem. Inst. Océanogr. Paul Ricard. pp 7-16.
- Vicente N. y Moreteau J. C. 1991. Statut de *Pinna nobilis* L. en Mediterranee (mollusque eulamelibranche). En: Boudouresque, C. F., Avon, M. y Gravez, V. eds.: Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée. Gis Posidonie publ. Marseille pp 159-168.
- Vicente, N., Moreteau, J. C. y Escoubet, P. 1980. Etude de l'évolution d'une population de *Pinna nobilis* L. (Mollusque Eulamelibranche) au large de l'anse de la Palud (Parc National de Port-Cros). Trav. Sci. Parc Natl. Port-Cros 6: 39-67.
- Waller, T. R. 1978. Morphology, morphoclines and new classification of the Pteriomorphia (Mollusca: Bivalvia). Phil. Trans. R. Soc. L. B. 284: 345-

- Wang W., X. y Xu, Z. Z. 1997. Larval swimming and postlarval drifting behavior in the infaunal bivalve *Sinonovacula constricta*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 148(1-3): 71-81.
- Wang, Y. G. 1999. Estimating Equations for Parameters in Stochastic Growth Models from Tag-Recapture Data. Biometrics 55: 900-903.
- Wang, Y. G. 2004. Estimation of growth parameters from multiple-recapture data. Biometrics 60: 670-675.
- Ward, J. E., Beninger, P. G., MacDonald, B. A. y Thompson, R. J. 1991. Direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. Mar. Biol. 111: 287-291.
- Ward, J. E., MacDonald, B. A. y Thompson, R. J. 1993. Mechanisms of suspension feeding in Bivalves: resolution of current controversie by means of endoscopy. Limnol. Oceanogr. 32: 265-272.
- Warwick, R. M., McEvoy, A. J. y Thrush, S. F. 1997. The influence of *Atrina zelandica* Gray on meiobenthic nematode diversity and community structure. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 214: 231-247.
- Wildish, D. J. y Kristmanson, D. D. 1984. Importance to mussels of the benthic boundary layer. Ca. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1618-1625.
- Wildish, D. J., Kristmanson, D. D. y Saulnier, A. M. 1992. Interactive effect of velocity and seston concentration on giant scallop feeding inhibition. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155: 161-168.
- Wu, R. S. S. y Shin, P. K. S. 1998. Transplant experiments on growth and mortality of the fan mussel *Pinna bicolor*. Aquaculture 163: 47-62.
- Yonge, C. M. 1953. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin. Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B. 237: 335-374.
- Zaouali, J. 2003. Le Statut de *Pinna nobilis* en Tunisie. Mem. Inst. Océanogr. Paul Ricard. pp 25-28.
- Zariquiey, A. 1968. Crustáceos Decápodos Ibéricos. Investigación Pesquera, Tomo 32. Barcelona. 510 pp.
- Zavodnik, D. 1963. *Pinna nobilis* L. Comme a Centre d'Association. Rapp. com. Int. Mer. Medit. 17(2): 273-275.
- Zavodnik D. 1967. Contribution to the ecology of *Pinna nobilis* L. (Moll. Bivalvia) in the Northern Adriatic sea. Thalass. Jugosl. 3: 93-102.
- Zavodnik D., Hrs-Brenko M. y Legac M. 1991. Synopsis on the fan shell *Pinna nobilis* L. in the eastern Adriatic sea. En: Boudouresque, C. F., Avon, M. y Gravez, V. eds.: Les Espèces Marines à Protéger en Méditerranée. Gis Posidonie publ. Marseille. pp 169-178.

ANEXO 1

DIMENSIONES, TAMAÑOS TOTALES, ORIENTACIÓN Y DISTANCIAS A LAS PIQUETAS DE POSICIONAMIENTO DE LOS EJEMPLARES INVENTARIADOS EN AMBAS ÁREAS DE ESTUDIO.

Leyenda: Los títulos de cada tabla son combinaciones de los siguientes símbolos.

A	Anchura máxima
97-98-99-00-01-02-03	Años de muestreo
a	Anchura mínima
Ab-Mz	Abril-Marzo
HFS	Altura fuera del sustrato
Ag	Agosto
D	Diciembre
Fb	Febrero
Htt	Tamaño total teórico a partir de las medidas de a y HFS
HttA	Tamaño total teórico a partir de las medidas de A
ID	identificador del individuo
Jl	Julio
Mz	Marzo
N	Medidas realizadas con el calibre múltiple
Nv	Noviembre
O-Nv	Octubre-Noviembre
Or	Orientación
P	Piqueta de posicionamiento

POBLACIÓN 1 (-13 m)

ID	P31	P36	P44	P49	P43	Or Ag 97	Or JI 98	Or O-Nv 98	Or JI 99	Or D 99	Or JI 00	Or JI 01	Or Ab-Mz02	Or JI 02	Or Ag 02	Or Nv 03
1	7,3	7,1	0,9			100	320		300							
11	17,9		24,0	12,7		250	240		260		220					
12		9,1	4,8				345		350		350	165				
14		8,1	11,0		7,6		0		10		350	350			0	
15	3,1	11,3	10,1				65		65		60	90		60		
233	3,0	11,8	10,3			280	290		295		290	300		330		
17		8,9	11,9			280	270		285		280	300		280		
18	3,2	8,5	7,2				110		110		105	110		110		
20	4,3	15,6	11,4	4,0			100		115		100					
21	8,6	2,9	5,0				10		10		10	20		20		
22		4,5	11,7		15,6	20	0		15		20	10		0		
24		15,5	7,8				10									
25	10,5			4,1			0		15							
27		10,7	5,3				60		45		50	40		50		
28	11,4		17,2	6,0		270	270		270		250					
29	11,1	0,3	7,3			30	10									
30		6,0	8,2			190	180		180		190	210		190		
31	10,4	21,7	17,4	7,3		280	290		295		260					
220		15,0			4,6			180	170			170				
33	2,3	10,5	8,9				240		270							
36	14,4		20,9	9,7		165	170		180		170					
231	2,1	11,6	9,6				10		355		360	10		10		
38	8,6	3,5	3,9				60		50		55	60		70		
39	6,0		14,2	8,9		270	250		280		260					
40	14,7		20,8	9,3		280	270		280		280					
222		9,4	11,9									310		300		
42	1,8	13,1	10,1	7,1			60		75		50					
44		6,3	8,3		15,5		240		240							
45	3,6	14,3	11,7	7,8			20		30		10					
47	5,1		12,6	5,4		260	270		265		230			240		
49	6,3		6,1	5,7		330			310		300		310			
221		6,2	6,0		5,0	105	90		110		90	90		90		
52		3,7	10,0		15,0	70	75		80							
54		8,4	11,6		18,4	165	160		170		170	160		170		
55			9,7		14,2						30					
57		9,3	5,0		3,4	290	295		300		310	300		300		

ID	P31	P36	P44	P49	P43	Or Ag 97	Or JI98	Or O-Nv 98	Or JI 99	Or D 99	Or JI 00	Or JI 01	Or Ab-Mz02	Or JI 02	Or Ag 02	Or Nv 03
58		6,5	13,6		17,4	240	240									
59	3,8	7,9	5,0			320										
60		9,5	8,4		2,5	20	10		0		20	10				
61		9,2	6,7		2,1	120	120		125		110	110		130		
62		11,7	14,3		9,0	270	270		260		270	270			270	
63		11,6	15,4		11,1	310	330		320		330	330			0	
65		10,1	16,2		14,6	275	290		280		280	290			270	
66		21,8	17,1		10,6	310	300		315		300	330		320		
67		9,1	8,0		2,7		120		110		100	120		110		
68		10,7	3,3		8,7	345	350		350		340					
69		13,0	6,9		5,1	120	120		130		120	120				
71		5,3	7,7				40		30		40	50				
72		23,6	19,6		12,3	320										
73		10,2	12,8		8,0	230	220		240		230	270			240	
74		14,5	15,7		8,5	95										
75		3,8	4,5		12,0	280	260		295		280	270		270		
76	8,6		12,8	1,4			210		220		210					
77		16,9	9,7		12,1	215	215		210		210					
79	8,5		12,5	1,2		80	60		70		70					
80		13,1	13,0		5,5	15	10		0		0	0				
100		19,6	21,8		14,6	340	0									
102	11,3		4,3	13,5		0										
103		16,1	17,3		9,9	135	130		135		140	120				
106	11,8		4,6	14,4		175										
107		9,6	15,5		13,8	85	90		80		70	90			90	
109	11,9		5,1	13,5		20										
110		14,9	17,2		10,9	165	165		180		180	180			190	
111	10,9		15,9	4,4		30	50		30		50					
53	12,7	7,9		10,0	1,9		300				270	270		270		
115		12,9			13,0		40		50		50	40			50	
116			8,7		12,4		20		40		30		40			
118		9,9	10,2		4,4		345		350		340				0	
119		15,4	17,9		11,9	130	130									
120	11,4	11,1	4,5	12,2	6,0	225	230		225		200	210				
232		11,8	16,5		12,9		0		0		10	0			15	
123	11,2		16,8	5,4		255	235		260		250					

ID	P31	P36	P44	P49	P43	Or Ag 97	Or JI98	Or O-Nv 98	Or JI 99	Or D 99	Or JI 00	Or JI 01	Or Ab-Mz02	Or JI 02	Or Ag 02	Or Nv 03
124		12,3	16,9		13,1	290	280				300	300			290	
125		9,1	14,2		11,6	165	180		170		160	180			180	
131		7,9			6,8		115		120		110	110			110	
132		10,0	11,9		6,6		250		250		250	250			250	
134		12,4	17,5		14,3	10	30		25		30	30			30	
135		13,4			14,7		150		160		160	170			160	
136		8,6	11,5		7,5		190		200		190	190			200	
137		20,7	17,8		9,4		160									
138			19,4		12,7		180		180		180	190		180		
224		26,6			15,5			330	330		340	330				
139			9,0		12,5		180		195		190		190			
133		8,8			12,4			350	340							
140		21,5			11,2			310	310		300	300				
141		20,7			11,2			190	190		170	200				
142		2,7			9,1			250			260					
143		20,7			12,4			310	310		300	300				
144		17,6	16,3		7,7		185				170					
146		10,3	11,7		6,2		80				90	70				
148		19,5	16,8		8,4				0			0				
150		8,7	1,7		6,9		110		130		120	130				
151		15,0			3,8			60	60		50	60				
153		13,1	14,3		7,3		60									
155		24,8			13,6			320	330							
157		16,6	10,3		7,4		20		15		10	10				
207		10,2			12,4			10			30	20				
159		11,4	4,7		6,1		190		180							
160		25,5			15,0			40	40							
162		23,4			12,3			310	315		320	340		320		
164		24,5			13,7			290	280		270	270				
170		24,7			14,1			90	100		100	100				
172		17,5			7,1			240	280		300	300				
225		24,9			14,8			280	250		230	240				
175	3,8		7,0	4,9					10		10					
177			9,0		12,7		140		145		120					
178		2,3			13,8				260		260	260				
179			8,6		14,0				20				15			

ID	P31	P36	P44	P49	P43	Or Ag 97	Or JI98	Or O-Nv 98	Or JI 99	Or D 99	Or JI 00	Or JI 01	Or Ab-Mz02	Or JI 02	Or Ag 02	Or Nv 03
180		17,1	10,0		11,1		250		250		240	250		250		
181			19,6		13,2		310		300		290	310		300		
193			19,9		13,9		280									
182			8,4		13,3				220		230		230	230		
183		15,3			12,4				310							
184	5,2		8,9	3,4		90			80		90					
185			19,4		12,4		120		90		80	120		90		
186		23,9			13,6			40	20		40	30				
223			6,7		11,8						20		30			
188			6,5		9,4											
195		14,0	6,7		9,5						220					
201		13,0			6,3		160		160		160					
202			14,4		12,0					320	320	330				
203					12,0				310							
204					11					70						
205					14,7					300						
206					13,5					250						
207					11,7					300						
208		12,1	8,2		1,5		190		190		190	190		190		
209			7,9		5,6				30							
215			10,7		15,3						190					
216		22,4	17,6		11,2	125	130		130		130	150		150		
217			9,2		13,4						40		60			
218		6,4	5,4		4,8	75	60		65		60	60		60		
219		10,8			7,7						10	10				
227		9,4	11,9									340		320		
228		14,5			6,7											290
229		14,0			4,8											80
230		10,3			4,7											320
234		8,7			3,1											315
235		11,4			1,5											160
236		11,6			5,5											20

ID	HFSAg97	HFSJI98	HFSO-Nv98	HFSJI99	HFSJI99(N)	HFSD 99(N)	HFSJI00	HFSJI00(N)	HFSJI01	HFSJI01(N)	HFSAb-M02(N)	HFSJI02(N)	HFSAg02(N)	HFSNv03(N)
1	31	33,2		30,4	32,1									
11	32	30,6		28,4	29,8		29	29,6						
12	28,1	31,7		26,6	29,8		29,4	29,3	27,1	30,3				
14		32,6		31,2	30,2		23,4	27,8	25,2	29,2			29,9	
15	28,7	35,2		31,3	32,8		29,6	29	29	30,1		32,1		
233	39,9	33,6		33,8	33		31,8	32,6	31,6	34,1		36		
17	27	20?		28	27,8		28,6	24,6	24,5	24,8		26,2		
18		27,5		26,7	28,9		26,7	27,5	30,8	30,3		29,7		
20	30,9	34,2		35,8	30,6		30,1	32,4						
21	13	15,1		12,9	12,1		14,2	15,1	19,1	16,5		18,1		
22	25,4	33,9		29,1	29,3		27,4	27,5	26	23,3		23,4		
24		14,1												
25		13,3		14,5	17,6									
27		10,6		15,7	14,8		18,5	20	26,1	26		27		
28	27,9	27,7		26,1	26,5		21,9	24,2						
29	31	31,7		24,9	25,2									
30	36,4	30,2		24,5	24,5		23,6	25	28,4	26,4		23,9		
31	32,2	30,5		28,5	30,6		27,4	28,7						
220			6,8	7,6	6,2				13,4	14,2				
33		13,8		15,7	15,1									
36	35,1	35,3		34,9	34		32	31,5						
231	24,7	21,1		24,9	22,5		20,6	20,7	24	22		25,7		
38	27,6	29,5		27,1	28,4		28,1	31	33,8	31		32,2		
39	26,8	27,9		28,8	27,8		22,5	25,1						
40	28,4	31,2		29,3	29,5		28,4	26						
222												21,4		
42		31,2		27,4	29,4		29,2	29,3						
44	29,7	29,1		26,9	27,6									
45		23,5		22,8	22,5		26,3	23,1						
46	34,1	35,3		33,4	31,5		34	32,2	32,3	34		34		
47	26,7	29,4		29	28,8		27,7	28,4				29,4		
49	18,5				21,7		19,4	20,6			19,2			
221	33,7	34		32,15	32,5		35,3	32	28,6	31,8		32,2		
52	31,3	33,2		32,8	29,7									
54	36,4	31,1		28,7	25,8		28,9	26,5	25	28,5		29,7		

ID	HFSAg97	HFSJI 98	HFSO-Nv98	HFSJI 99	HFSJI 99(N)	HFSD 99(N)	HFSJI00	HFSJI00(N)	HFSJI01	HFSJI01(N)	HFSAb-M02(N)	HFSJI02(N)	HFSAg02(N)	HFSNv03(N)
55							30,3	28,9						
57	34,2	32,6		27,1	28,6		21,9	31	30	30,5		31		
58	30,1	29,5		29,5	30,4									
59	33,9													
60	36,5	36,2		35,2	33,8		32,4	32,5	33,4	32,5				
61	28,3	31,7		31,5	30,5		28,5	29,2	27,7			29,8		
62	31,7	27		26,2	30		25,4	25,9	30,2	26,3			27	
63	27,6	29,3		24,6	27,5		23,9	26,9	27,6	27,5			26,3	
65	34,6	33,1		33,45	32,9		31,1	29,4	31,1	30,5			30,2	
66	35	33		35,8	32,6		34,1	30,8	32,9	32,8		32		
67		9,7		15,9	17,3		15	17,3	18,3	20,2		20,5		
68	22,3	25,7		23,7	23,2		17,9	19,1						
69	31,8	38,5		33	29,8		28	26,1	28,4	26,4				
71		27,7		28,1	27,7		25,7	25,6	21,4	26,1		25,2		
72	39,4													
73	31	27,5		25,4	23,7		24,4	23,7	26,4	25,9			26,5	
74	26,7	30,8												
75	33,3	33,6		31,3	31,5		29,9	29,9	30,5	31,5		31,2		
76	35,2	27,7		29,4	31,3		31,2	27,7						
77	23,7	27,9		29,95	26,7		26,2	25,4						
79	32,6	27,5		26,7	28,8		23,9	26,9						
80	17	18,3		20,3	19,5		18,3	20	18,6	19				
100	25,4													
102	32													
103	33,2	25		29,3	30		24,2	27,9	30	28,4				
104	17,4	14,1		22,5	18		16,6	15,5	21,3	21,5				
106	31													
107	23,4	21,3		25,9	22,8		25,5	23,8	25,8	24,3			24,8	
109	27,1													
110	30	30,2		25	26,7		26,9	27	28,3	27,4			29,2	
111	31,7	40,2		28,7	32		31,9	31,9						
53		21,3					17,2	15,2	15,2	18,4		19,6		
115		19,5		21,1	23,7		21,5	21,2	22,3	22,5			24,1	
116		10,2		13	12,7		17,4	13,1			15,4			
118		19,1		24,05	30		21,4	24					29,3	
119	39,7	34												

ID	HFSAg97	HFSJI 98	HFSO-Nv98	HFSJI 99	HFSJI 99(N)	HFSd 99(N)	HFSJI00	HFSJI00(N)	HFSJI01	HFSJI01(N)	HFSAb-M02(N)	HFSJI02(N)	HFSAg02(N)	HFSNv03(N)
120	29,5	31,6		28,2	27,1		24,9	26,2	25,1	30,5				
232	24,5	25		24,6	24,6		23,1	25	23,8	27			25,9	
123	25,6	28,7		27,4	24,7		23,2	22,9						
124	18,3	14,03		19,6	18,5		21	17,1	18,9	19,3			20,6	
125	37	33,7		27,6	31,7		30,9	33	31,7	34,7			32,9	
131		27,8		28,3	31,7		24,6	28,2	29,7	27,2			29,8	
132		29,7		22,45	22,7		20,2	22,5	24,3	21,5			22,8	
134	29	28,5		24,1	27		26,7	21,8	26,3	26,4			25,1	
135		20		20	22,5		16,4	16,1	19,3	23,2			23,8	
136		32,5		24,35	28		31,2	27,5	28,1	29			28,4	
137		9,3												
138		34,8		28,1	33		28,5	29	27,2	30,7		30,6		
224			15,7	17,3	16,5		14,5	14,3	16,8	15,1				
139		14		18	16,1		14,4	15,7			18,1			
133			26,2	22,8	23,2									
140			29	23,2	24,6		22,4	22	20,2	23,8				
141			9,2	9,8	11,1		12	14,3	16,7	16,1				
142			18	16,4	20,5		20,4							
143			24,3	27,7	24,8		21,7	23	21,6	25,4				
144		23,4					18,8	21,9						
145			15,5	19,9	16,5		17,1	17,5	20,1	22				
146		17,2		14,8	19,5		18,3	20,1	20,5	22			23,5	
148		22,2		25,35	26				23,7	25,8				
150		30,5		27,5	23,5		24,7	25,7	27,2	25,5				
151			34,2	28,2	29,1		25	26,7	27,5	29,9				
153		26,6		29,8										
155			3	4,3	3,9									
157		34,5		31,4	29,8		29,3	29,8	27,4	30,7				
207			7,7				13		16,5	13,9				
159		12,2		9	13									
160			28	29,85	30									
162			29	28,3	30,4		26,5	25,9	29,5	34,5		35		
164			10	13,7	13,6		9,6	11,9	19,7	17,2				
170			13,5		15,1		14,8	15,4	19	18,4				
172			19,7	18,65	17,3		17,2	19	20,7	20,2				
225			23	18,3	21,8		21,3	22,2	20,8	21,7				

ID	HFSAg97	HFSJI 98	HFSO-Nv98	HFSJI 99	HFSJI 99(N)	HFSJ 99(N)	HFSJI00	HFSJI00(N)	HFSJI01	HFSJI01(N)	HFSAb-M02(N)	HFSJI02(N)	HFSAg02(N)	HFSNv03(N)
175	32,4			30,1	28,3		20,1	25,2						
177		13		12,3	13,6		17,4	14,9						
178				20,95	19,5		20,5	22,9	23,7	22,4				
179				26,3	32,5		24,7	25			29,3			
180	28	32,6		28,3	25,6		25,9	28,4	25,8	27,1		29,9		
181		26,7		23,75	26,6		19,7	22	25,3	25,3		27,5		
193		26,9		30,5										
182				11,6			10,2	11,5			15,1	16,8		
183				6,2	9,5									
184	33,3			33,7	35,5		29,1	30,9						
185		23,7		24,5	22,8		19,3	20,9	19	24,5		24,4		
186			27	35,6	30,5		27,8	26,5	25,8	27				
223				No			18,1	18,1			18			
188														
195				15										
200														
201		12,8		14,2	15,2		18	16,4						
202						9	7,7	9	14,1	13,7				
203														
204						13,8								
205						9,5								
206						17,3								
207														
208		10,8		18,4	13,6		13,4	15,1	16,3	16,3		18,9		
209														
215							18	18,9						
216	24,2	27,8		24,2	26,5		27,1	27,3	25,4	28,4		29,8		
217							10,4	11,5			19			
218	29,1	28,6		25,6	24,8		22,3	26	27,3	26,8		26,3		
219									20	21,9				
227									10,2	10,7		11,9		
228														9,4
229														18,5
230														
234														10,7

ID	A Ag 97	A J98	AO-Nv98	A J99	A D99	A J100	A J101	A Ab-M02	A J102	A Ag 02	A Nv03
1	19	16,6		17,2		16,6					
11	18,7	19,1		18,4		17,9					
12	20,1	20		19,8		19,8	20				
14		27		22,5		22,4	21,8			22,8	
15	23,5	23,4		23,2		23,9	23,2		23,9		
233	20,3	20,2		19,4		19,3	19,9		19,7		
17	15,1	19,7		20,1		19,9	19,8		19,5		
18		20		20		20,2	20		19,9		
20	20,5	20,3		20		19,4					
21	10,2	13		13,9		14,7	15,6		16		
22	20,1	20		20		20	20		19,9		
24		13,6									
25		11,8		13,5							
27		7,3		11,8		13,3	14,8		15,9		
28	17,4	18,1		18,9		18					
29	19,8	19,2		19,7							
30	15,5	20,4		18,4		20,5	20,2		20		
31	19,9	20,4		20		19,8					
220			6,5	7,55			12,3				
33		11,6		12,8							
36	21,4	21,1		21,2		20,8					
231	20,6	21,5		22,2		21,4	21,2		21,9		
38	18,6	19,6		19,7		19,8	19,7		19,8		
39	19,4	19,8		19,7		19,7					
40	19,1	19,1		19,7		19,7					
222							21,7		22,8		
42		22,4		22,4		21,7					
44	18,2	18,7		18,4							
45		21,2		20,7		20,4					
46	16,5	15,4		15,1		15,2	15,1		14,6		
47	18,7	19		18,7		18,8			18,3		
49	14,4			17,1		18,5		18,5			
221	20	22		22		21,3	22		21		
52	20,7	20,6		20,7		20,6					
54	20,6	20,4		21,3		20,9	21		21,2		
55						20,3					
57		20,6		20,6		20	20,5		19,8		
58	19,2	19,2		19							
59	21,2										
60	22,4	22,7		23,1		22,4	23,3				
61	18,1	18,5		18,6		18,5	18,4		19		
62	19,6	17,8		18		Codium	18,4			18,4	
63	17,2	17,5		17,4		17,4	17,4			16,8	
65	18,9	19		18,9		19,5	19,2			19,4	
66	14,5	22,2		21,7		21,4	21,4		21,7		
67	10,2	13,5		15,35		16	16,8		16,3		
68	15,5	18,1		19,4		19,6					
69	19,4	21		20,6		20,1	21,5				
71		20,1		20,4		20,3	20,5		20		
72	20,8										
73	18,2	18		18		18,1	17,3			17,6	
74	20,6	20,6									
75	21	20,4		20,3		21	20,5		20,6		
76	18	17,8		18,2		17,3					
77	16,6	17,1		17,7		17,5					
79	18,8	17,8		19		19,2					
80	13	14,9		15,65		15,8	16,4				
100	18,5										
102	20,6										

ID	A Ag 97	A JI 98	A O-Nv 98	A JI 99	A D99	A JI00	A JI01	A Ab-M02	A JI02	A Ag02	A Nv03
103	19,6	19,4		19,3		19	19				
104	13,5	14,3		15,2		15,5	15,6				
106											
107	16,8	16,5		17,5		17,1	17,4			17,2	
109	17,6										
110	15,4	15,7		15,6		15,7	15,6			15,6	
111	21	22,4		21,8		21,4					
53		12,4				15,3	16,7		16,5		
115		17,3		17,9		18,2	18			18,5	
116		11,9		14		15,8		17,3			
118		19		19,6		19,2				19,4	
119	18,5	17,9									
120	20,2	19,9		20,3		20,3	19,9				
232	18,4	17,1		15,9		17,2	17,3			17	
123	17,6	18,1		18		17,7					
124	17,2	16,9		17,9		18,5	18,7			18,9	
125	23,5	23,4		23,4		23,5	22,4			20,9	
131		18,6		19,6		19,6	18,8			19,1	
132		16,3		16,35		16,5	16,2			16,9	
134	23,2	20,7		20,5		20,3	20,3			20,2	
135		14		14,9		15,3	15,9				
136		19,2		19,2		19	19			18,9	
137		5,4									
138		19,1		18,5		18,7	18,7		17,8		
224			14,7	15,5		16,7	16,4				
139	14,6	10,2		13,6		13,5					
133			16,7	17,4							
140			20	19,7		19,9	20				
141			12	13,15		14,4	16,3				
142			14,2	15,8		17,3					
143			18,7	19,03		18,6	18,7				
144		17,7				18,2					
145			13	15,4		16,8	16,7				
146		12,7		15,3		16,1	17,1			17,15	
148		20,9		20,8			21,3				
150		19,2		19,5		19,3	19,5				
151			17,7	18,7		17,9	18,2				
153		20,5		20							
155			5	6							
157		22,1		21,4		21,6	22				
207			9			13,3	13,7				
159		10,5		11,7							
160			18	18,5							
162			20,5	21,1		19	21,1		21		
164			11,2	15,7		16,2	17,2				
170			15	15,3		15,2	15,5				
172			13,5	14		14,2	14,3				
225			16	16,55		16,4	16,4				
175	19			18,5		19,6					
177		10,4		12,3		13,8					
178				15,9		16,7	17,2				
179				22		20,2		22,5			
180	18,2	18,6		18,7		18,7	19		18,7		
181		17,3		17,9		18,4	17,9		18		
193		17,6		17,3							
182				11,4		13,8		14,5	14,5		
183				10,8							
184	21,9			21,6		21,7					
185		17,2		17,5		17,7	17,7		17,6		
186			20	19,75		20,3	20,2				

ID	A Ag 97	A JI 98	AO-Nv 98	A JI 99	A D99	A JI 00	A JI 01	A Ab-Mz02	A JI 02	A Ag 02	A Nv 03
223		No				14,8		15,2			
188		21		20,2							
195				14,7							
200				5,1							
201		11,1		12,15		12,8					
202					9,7	12,4	14				
203				9,15							
204					13,7						
205					11,5						
206					14,6						
207					5,5						
208		10,2		11,5		14,1	14,4		14,6		
209				3,6							
215						15,9					
216	19	18,9		19,1		19	19		18,8		
217						12,8		14,2			
218	16,7	16,6		16,8		17,1	16,7		17,1		
219							19,3				
227							15,2		15,5		
228											8,5
229											16
230											6,4
234											11
235											4,5
236											2,5

ID	a Ag 97	a JI	a O-Nv	a JI	a JI 99	a D 99	a JI	a JI 00	a JI	a JI	a Ab-Mz02(N)	a JI 02 (N)	a Ag 02 (N)	a Nv 03 (N)
1	12,7	12,3		11	12,2									
11	14,7	14,8		14,2	16,3		13,4	13						
12	10	13,8		13,7	15,3		13,4	13,3	12,6	13,2				
14		16,4		16,1	15,8		17,6	16,9	17,7	16,5			16,3	
15	11,7	10,4		13,4	12		16,3	15,3	14,3	14,1		14,1		
233	13,4	13,9		12,7	13,5		13	14	12,9	11,8		11,4		
17	4,8	15,2		14,6	14,1		13,7	15	14,6	15,5		14,4		
18		17,1		17	15,2		17,6	18,2	17,5	15,1		16,2		
20	8,3	12,4		12,8	15,6		12,4	11,8						
21	8	9,6		10,2	10,2		11,2	10,3	10,8	10,6		11,8		
22	14,3	15,5		16,8	16,2		18,6	19	19,4	18,6		19,2		
24		10,5												
25		7,5		9,3	7,7									
27		5,4		6,35	6,8		8,9	8	8,2	7,2		7,8		
28	14,3	12,6		11,6	11,4		13	13,6						
29	13	11,7		13,9	12,5									
30	9,2	15,7		15,5	13,9		15,8	16	15	14,5		15,7		
31	10,9	14,6		14,6	13		15	14,2						
220			5	5,9	6,2				9,1	8,5				
33		7,1		7,2	7,4									
36	16,3	15,1		14,1	14,3		16,1	15,1						
231	17,5	21		21,3	21,7		21,2	21,6	20,9	20		20,5		
38	12,7	12,6		13,2	13,3		12,5	11	12,6	12,4		12,5		
39	14,9	13,6		13	13,8		16,4	15						
40	13,5	9,1		12,1	11,1		11,6	13,8						
222												22,9		
42		17,1		16,6	16		17	16,5						
44	15,7	10,2		17,6	15,6									
45		16,6		17,2	17,9		18,2	16,6						
46	10	6,9		7,4	7		7,8	8,3	6,5	6		6		
47	14,4	13,1		13,5	12		13,3	12,7				13,3		
49	11,2			10,8	10,4		12,3	12,3			13,7			
221	13,2	11,5		11,2	10,2		12,3	11,3	12,9	10,9		11		
52	16,6	16,3		16,1	16,8									
54	13,7	14,2		13,9	14,5		15,1	15,4	14,3	14,7		13,1		
55							17,1	16,5						

ID	a Ag 97	a JI	a O-Nv	a JI	a JI 99	a D 99	a JI	a JI 00	a JI	a JI	a Ab-Mz02(N)	a JI 02 (N)	a Ag 02 (N)	a Nv 03 (N)
57	13,5	15,8		16,3	15		15,5	14,5	15	15		14,3		
58	17,8	15,3		14,5	15,4									
59	9,7													
60	14,3	14,2		16,6	13,6		17,4	16,4	16,6	16,5				
61	12	9,8		10,1	9,8		10,2	10,6	9,8	10,9		10,5		
62	11,7	12,1		11,1	9,6		12,4	11,2	11,4	12,2			11,8	
63	11,9	9,8		10,3	10,3		11,5	10,6	10,7	11			11	
65	13,2	11,9		12,7	11,6		13,4	13,9	15,1	13,7			13,9	
66	17	17		15,6	15,6		16,5	15,5	15,4	14,9		15,2		
67		8,8		9,2	8		11,2	10,7	11,7	10		11,5		
68	9	11,1		12,5	10,8		14,8	14,6						
69	17,5	13,2		17	15,1		18,4	17,5	19,2	18,3				
71		16,4		18	16		17,8	16,6	17,6	16,4		17,2		
72	14,6													
73	13,9	12		14,1	14,3		13,3	14,5	13,8	13,4			12,5	
74	18,2	15,2												
75	11,7	12,4		14,3	11,9		12,5	12,4	12,2	12,5		13,2		
76	13,4	12,1		12,6	12,2		13,6	14,2						
77	10	11,5		10,6	10		11,5	11						
79	13	11,4		11,9	10,9		13,4	12,6						
80	8	5,5		9,4	8,8		10,4	9,7	13,8	11,6				
100	12,5													
102	14													
103	12,5	12,7		12,95	10,4		12,1	12,7	12	11,7				
104	8,8	10,2		11,5	9,7		11,8	12	10,6	9,9				
106	13,1													
107	11,7	10,3		9,9	10,65		10,7	10,1	11,2	10,8			11,5	
109	15													
110	8,7	8,8		10,9	10		10,2	10,5	11,3	10,7			10,2	
111	16	13		15,2	14		16,2	15,4						
53		6,1					10,3	9	9,8	10		10,8		
115		14,2		14	12,9		14,8	13,4	14,3	13,9			15	
116		7,4		11,3	10,1		12,3	10,1			13,5			
118		14,9		14	12,3		15,5	15,5					14,7	
119	10,6	13,4												
120	13,8	14		14,2	13		17,7	16	13,5	11,8				

ID	a Ag 97	a JI	a O-Nv	a JI	a JI 99	a D 99	a JI	a JI 00	a JI	a JI	a Ab-Mz02(N)	a JI 02 (N)	a Ag 02 (N)	a Nv 03 (N)
232	14,5	13,7		13,5	14,6		15	14,2	14,7	12,4			13,4	
123	14	11,1		13,4	13		13,9	13						
124	14,5	11,6		12,9	13		13,7	15	15,5	14,5			14	
125	15,4	14,6		16,8	16,7		15,3	16,7	15,9	15,5			16,7	
131		13,2		15	11,2		14,7	13,6	14,6	13,8			13	
132		10,8		10,3	10,9		10,6	11,1	11,5	11,8			11,6	
134	15	18		17,5	16,4		17,6	18	19,1	18,5			18,9	
135		8,1		10,2	9,5		12,1	12,6	10,9	10,5			10,6	
136		9,8		13,2	10,4		10,3	11	12,3	10,5			11,4	
137		2,9												
138		12,4		12,1	11,3		15	12,4	13,7	12		12,2		
224			9,7	10,3	9		11,3	11	10	11,4				
139		7,4		8,1	9		9,6	9,7			8,9			
133			6,4	10,3	9,5									
140			16,5	17,2	16,4		18,6	17,3	18,5	17,7				
141			8	10,7	10,7		11,4	11,9	16,7	16,1				
142			7	10	8,5		10	9,1						
143			11,9	12,5	13,5		13,8	13,8	14	12,5				
144		10,8					13,5	12						
145			7,7	9,6	10,2		13	11,5	12,3	10,5				
146		5,6		7,7	7,2		8,4	7,7	9,4	8			7,9	
148		14,1		16,2	12,8				16,7	15				
150		16,7		15,6	16		16,3	15,4	16,7	15,5				
151			14,7	15,6	13,9		15,6	15,9	14,3	14				
153		15,1		12,3										
155			4	4,4	5,5									
157		15,3		15	15		16,5	14,9	15,5	14,6				
207			5,5				8,2	8,4	8,9	7,6				
159		6,3		7,6	7,3									
160			13,2	10,9	11,3									
162			12,5	13	12		14,1	14,7	12,6	10,9		10,1		
164			9	10,3	10		11,3	11,4	13,4	13,5				
170			12,5		13,1		12,7	12,9	13,4	12,5				
172			9	9,1	8,5		9,4	8,7	9,7	8,5				
225			12	11,45	11		11,9	11,7	13,3	12				
175	12,6			14,9	13,9		16,8	16						

ID	a Ag 97	a JI	a O-Nv	a JI	a JI 99	a D 99	a JI	a JI 00	a JI	a JI	a Ab-Mz02(N)	a JI 02 (N)	a Ag 02 (N)	a Nv 03 (N)
177		6,5		7,55	7,5		8,7	7,8						
178				9,5	10		11,4	9,3	11,4	11,8				
179				14,7	13,6		18,4	19			14,5			
180	13,3	11,7		11,4	12,2		12,9	11,7	12,3	11,5		10,3		
181		12,3		11,6	11		13,2	14	13,4	12,2		12		
193		10,2		9										
182				6,8	8,1		11	9,5			12,4	11,3		
183				7,9	8,2									
184	16,3			13,8	13		15,4	16,5						
185		10		10,7	10		13	11,5	11,9	10		12		
186			18,7	18,1	16,6		19,8	18,3	19,7	18,8				
223		No					8	8,8			10,4			
188														
195					10,9									
200														
201		7,4		7,6	7		8,1	7						
202						5,3	7,1	9,5	8,3	9,8				
203														
204						6,9								
205						8,3								
206						9,4								
207														
208		6,2		8,25	5,9		9	8,2	9,9	10,6		9,4		
209														
215							10,1	10,7						
216	13,4	14		13,85	12,5		14,1	13,1	13,7	12,9		13,1		
217							11,1	10,2			7,9			
218	12,7	11,1		11,7	10		10,8	10,2	10,8	10,4		10,1		
219									13,9	15				
227									10,2	9,6		13,3		
228														5,4
229														10,5
230														
234														6

ID	Htt	HttJI98	HttO-Nv98	HttJI99	HttD99	HttJI00	HttJI01	HttJI99(N)	HttD99(N)	HttJI00(N)	HttJI01(N)	HttAb-M02(N)	HttJI02(N)	HttAg02(N)	HttNv03(N)
1	54,2	55,7		50,6				54,4							
11	58,8	57,6		54,3		53,5		59,5		53,4					
12		56,9		51,6		53,9	50,2	57,7		53,6	54,4				
14		62,5		60,5		55,4	57,4	59,0		58,6	59,2			59,6	
15	50,1	54,3		55,8		59,3	55,1	54,8		56,9	55,8		57,8		
233	64,4	59,0		57,0		55,6	55,2	57,7		58,2	55,7		56,9		
17	36,1			54,6		53,6	51,1	53,5		52,0	53,0		52,5		
18		58,6		57,6		58,7	62,6	56,6		60,6	57,8		59,2		
20	46,3	56,9		59,2		52,8		59,0		54,0					
21	27,8	32,8		31,7		34,7	38,9	30,9		34,0	36,0		39,7		
22	51,5	62,2		59,7		61,2	61,2	58,8		62,0	57,1		58,3		
24		33,4													
25		27,2		31,7				31,9							
27		20,8		27,6		34,9	41,3	27,5		34,8	39,4		41,5		
28	54,0	50,8		47,4		45,7		47,4		49,0					
29	54,8	53,1		50,3				48,1							
30	53,4	58,8		52,8		52,4	55,8	49,9		54,1	52,9		52,5		
31	52,2	57,1		55,1		54,8		54,4		54,6					
220			16,3	18,7			30,2	17,8			29,9				
33		27,0		29,1				28,9							
36	64,8	62,8		60,6		61,3		60,1		59,0					
231	56,5	59,2		63,5		59,0	61,9	61,8		59,9	58,3		62,9		
38	50,8	52,6		51,2		51,0	56,9	52,7		51,2	53,7		55,1		
39	54,0	52,7		52,6		52,4		53,0		52,5					
40	53,1	48,0		51,5		49,7		49,9		51,2					
222													62,9		
42		62,3		57,6		60,1		58,5		59,3					
44	58,3	47,9		58,9				56,0							
45		53,7		54,1		59,4		55,0		53,3					
46	52,5	48,2		47,2		48,5	44,4	44,5		47,6	45,2		45,2		
47	53,0	53,4		53,7		52,0		50,8		51,6			53,7		
49	47,8					41,9		40,8		43,1		44,2			
221	57,8	55,1		52,7		57,8	52,2	51,3		52,7	51,8		52,4		
52	61,5	62,9		62,1				60,3							
54	61,4	57,0		54,1		56,4	51,1	52,3		54,6	55,3		53,6		

ID	Htt	HttJI98	HttO-Nv98	HttJI99	HttD99	HttJI00	HttJI01	HttJI99(N)	HttD99(N)	HttJI00(N)	HttJI01(N)	HttAb-M02(N)	HttJI02(N)	HttAg02(N)	HttNv03(N)
55						61,4				58,9					
57	58,9	61,4		56,8		50,1	57,4	56,0		57,5	57,9		57,1		
58	62,5	57,4		56,0				58,5							
59	51,8														
60	62,6	62,1		65,4		64,0	63,6	58,6		62,4	62,5				
61	50,3	49,7		50,1		47,3	45,7	48,5		48,7			49,1		
62	53,1	49,2		46,6		48,1	51,1	47,7		46,4	48,6			48,6	
63	49,4	47,3		43,5		45,0	47,3	46,4		46,4	47,7			46,5	
65	58,7	54,9		56,7		55,6	58,6	54,2		54,8	55,5			55,6	
66		63,9		64,2		64,1	61,0	61,0		59,0	60,0		59,7		
67		26,0		32,9		35,5	39,7	32,1		37,0	38,6		41,6		
68	38,9	46,1		46,6		44,9		43,0		45,7					
69	63,6	62,6		63,9		61,4	63,3	57,3		57,9	59,7				
71		57,6		60,8		58,1	53,4	56,8		55,8	56,0		56,5		
72	66,0														
73	56,4	49,5		51,1		48,7	51,6	49,8		50,2	50,4			49,4	
74	59,8	58,5													
75	54,7	56,3		57,4		52,8	52,8	53,3		52,6	54,4		55,3		
76	59,7	49,9		52,5		56,0		53,6		53,6					
77	42,1	49,0		49,4		47,3		45,1		45,6					
79	56,4	48,4		48,5		48,4		48,8		50,0					
80	31,8	28,7		37,6		37,4	43,8	35,8		37,9	40,3				
100	48,3														
102	57,6														
103	56,1	48,2		53,0		46,4	52,0	49,1		51,1	49,8				
104	33,7	32,9		43,6		38,2	40,8	35,9		37,5	39,7				
106	55,0														
107	44,8	40,2		44,1		45,2	46,3	42,4		42,4	44,1			45,9	
109	54,5														
110	46,1	46,5		45,0		45,7	49,0	45,1		46,3	47,1			48,0	
111	60,8	64,0		56,4		61,4		57,6		60,0					
53		32,7				36,1	33,2			31,8	36,8		39,4		
115		45,4		46,7		48,5	48,4	47,3		45,7	47,9			51,5	
116		24,0		33,7		39,9		31,3		31,7		40,1			
118		46,3		49,6		49,6		52,5		52,2				56,1	
119	59,2	58,5													

ID	Htt	HttJI98	HttO-Nv98	HttJI99	HttD99	HttJI00	HttJI01	HttJI99(N)	HttD99(N)	HttJI00(N)	HttJI01(N)	HttAb-M02(N)	HttJI02(N)	HttAg02(N)	HttNv03(N)
120	54,7	57,2		54,1		57,1	49,8	50,9		55,3	52,1				
232	51,0	50,0		49,3		50,5	50,6	51,2		50,9	49,7			50,4	
123	51,2	49,1		51,9		48,6		48,5		46,7					
124	44,8	35,3		43,2		46,0	47,1	42,3		44,5	45,8			46,2	
125	65,1	60,3		58,2		58,8	60,7	62,1		63,4	62,9			63,3	
131		51,9		55,7		51,4	56,3	52,3		53,0	52,4			53,6	
132		49,5		41,4		39,7	45,4	42,7		42,9	43,1			44,1	
134	56,4	61,2		55,9		58,7	61,0	56,9		54,5	60,0			59,4	
135		35,0		38,8		38,6	39,3	40,0		39,2	42,5			43,3	
136		50,5		48,5		50,1	50,6	47,1		47,7	48,3			49,3	
137		15,0													
138		57,5		50,3		55,9	52,2	53,7		51,7	52,7		52,9		
224			33,6	36,2		35,2	35,2	33,1		34,5	36,0				
139		27,8		33,0		32,1		32,7		33,6		34,5			
133			38,2	41,7				40,7							
140			59,0	54,5		56,2	53,8	54,5		53,5	56,0				
141		24,0		29,5		32,9	47,1	30,8		36,1	45,4				
142			31,0	34,8		38,8		36,2		16,8					
143			46,1	50,6		46,9	47,2	49,5		48,2	48,3				
144		43,2				43,5				43,9					
145			29,8	37,6		40,9	42,6	35,3		38,6	41,3				
146		27,7		29,1		33,8	37,8	32,9		34,4	36,8			38,1	
148		47,9		54,9			54,1	49,4			53,2				
150		60,9		55,9		54,4	57,6	52,6		53,8	53,7				
151			61,0	56,6		53,4	53,6	54,5		55,7	55,5				
153		54,1		52,3											
155			10,7	12,7				14,3							
157		62,4		58,8		59,3	55,6	57,2		57,0	57,3				
207			18,1			28,2	32,9				28,0				
159		24,0		23,1				26,6							
160			52,1	49,9				50,7							
162			51,9	52,1		52,2	52,6	52,4		52,7	54,5		53,6		
164			26,6	32,6		30,3	44,2	32,0		32,8	41,9				
170			36,4			38,0	43,5	39,1		39,0	41,3				
172			36,3	35,4		34,5	38,6	33,0		35,1	35,9				
225			45,0	39,3		43,1	45,1	42,0		43,6	43,7				

ID	Htt	HttJI98	HttO-Nv98	HttJI99	HttD99	HttJI00	HttJI01	HttJI99(N)	HttD99(N)	HttJI00(N)	HttJI01(N)	HttAb-M02(N)	HttJI02(N)	HttAg02(N)	HttNv03(N)
175	55,5			57,3		50,7		53,7		54,3					
177		25,1		26,3		33,5		27,5		29,4					
178				38,5		41,4	44,6	37,9		40,0	44,0				
179				53,1		58,1		57,3		59,5		55,8			
180	52,3	54,0		49,2		49,5	48,3	47,9		49,8	48,2		48,8		
181		49,2		45,0		43,8	49,8	46,8		47,6	47,6		49,5		
193		45,7		47,1											
182				24,3		30,4				29,0		37,8	37,5		
183				20,8				24,7							
184	63,0			58,9		57,2		59,3		60,9					
185		42,1		44,2		43,1	40,8	41,2		42,0	42,9		46,4		
186			61,0	68,5		63,7	61,6	60,7		59,8	61,2				
223						32,9				34,4		37,1			
188															
195				35,0											
200															
201		26,6		28,3		33,0		28,2		29,4					
202						20,9	29,5		19,0	26,5	31,7				
203															
204									26,7						
205									24,9						
206									34,6						
207															
208		22,4		33,7		30,0	34,5	24,7		30,3	35,8		36,2		
209															
215						36,6				38,6					
216	48,7	53,4		49,5		52,8	50,4	49,4		51,2	52,0		53,7		
217						30,8				30,3		33,6			
218	52,3	49,0		47,0		42,1	47,1	43,2		44,8	45,9		44,9		
219							45,4				49,3				
227							29,0				28,4		36,2		
228															24,1
229															42,3
230															
234															26,4

ID	HttAAg97	HttAJI98	HttAO-Nv98	HttAJI99	HttAD99	HttAJI00	HttAJI01	HttAAAb-M02	HttAJI02	HttAAg02	HttANv03	Htrmuertas
1	50,1	42,3		44,2		42,3						56,6
11	49,1	50,4		48,1		46,5						
12		53,4		52,7		52,7	53,4					
14		77,5		61,8		61,4	59,4			62,8		
15	65,2	64,9		64,2		66,6	64,2		66,6			
233	54,4	54,0		51,4		51,1	53,0		52,4			
17	37,6	52,4		53,7		53,0	52,7		51,7			
18		53,4		53,4		54,0	53,4		53,0			
20	55,0	54,4		53,4		51,4						
21	23,1	31,2		34,0		36,4	39,2		40,4			
22	53,7	53,4		53,4		53,4	53,4		53,0			60,8
24		33,0										
25		27,7		32,7								
27		15,2		27,7		32,1	36,7		40,1			
28	44,9	47,1		49,7		46,8						
29	52,7	50,7		52,4								
30	38,9	54,7		48,1		55,0	54,0		53,4			52,6
31	53,0	54,7		53,4		52,7						
220			13,2	15,9			29,2					
33		27,1		30,6								
36	58,1	57,0		57,4		56,0						
231	55,4	58,4		60,8		58,0	57,4		59,7			
38	48,8	52,0		52,4		52,7	52,4		52,7			
39	51,4	52,7		52,4		52,4						
40	50,4	50,4		52,4		52,4						
222							59,1		62,8			
42		61,4		61,4		59,1						
44	47,5	49,1		48,1								54,5
45		57,4		55,7		54,7						
46	42,0	38,6		37,6		37,9	37,6		36,1			
47	49,1	50,1		49,1		49,4			47,8			
49	53,0			43,9		48,4		48,4				
221	53,4	60,1		60,1		57,7	60,1		56,7			
52	55,7	55,4		55,7		55,4						60,5
54	55,4	54,7		57,7		56,4	56,7		57,4			
55						54,4						

ID	HttAAg97	HttAJI98	HttAO-Nv98	HttAJI99	HttAD99	HttAJI00	HttAJI01	HttAAb-M02	HttAJI02	HttAAg02	HttANv03	Htrmuertas
57		55,4		55,4		53,4	55,0		52,7			
58	50,7	50,7		50,1								
59	57,4											
60	61,4	62,5		63,8		61,4	64,5					
61	47,1	48,4		48,8		48,4	48,1		50,1			
62	52,0	46,2		46,8			48,1			48,1		
63	44,2	45,2		44,9		44,9	44,9			43,0		
65	49,7	50,1		49,7		51,7	50,7			51,4		
66	35,8	60,8		59,1		58,0	58,0		59,1			
67	23,1	32,7		38,4		40,4	43,0		41,4			
68	38,9	47,1		51,4		52,0						
69	51,4	56,7		55,4		53,7	58,4					
71		53,7		54,7		54,4	55,0		53,4			
72	56,0											
73	47,5	46,8		46,8		47,1	44,6			45,5		
74	55,4	55,4										55.8*
75	56,7	54,7		54,4		56,7	55,0		55,4			
76	46,8	46,2		47,5		44,6						
77	42,3	43,9		45,8		45,2						
79	49,4	46,2		50,1		50,7						
80	31,2	37,0		39,3		39,8	41,7					
100	48,4											51,3
102	55,4											
103	52,0	51,4		51,1		50,1	50,1					
104	32,7	35,2		37,9		38,9	39,2					
106	55?											
107	43,0	42,0		45,2		43,9	44,9			44,2		
109	45,5											
110	38,6	39,5		39,2		39,5	39,2			39,2		
111	56,7	61,4		59,4		58,0						
53		29,5				38,2	42,6		42,0			
115		44,6		46,5		47,5	46,8			48,4		
116		28,0		34,3		39,8		44,6				
118		50,1		52,0		50,7				51,4		
119	48,4	46,5										
120	54,0	53,0		54,4		54,4	53,0					

ID	HttAAg97	HttAJI98	HttAO-Nv98	HttAJI99	HttAD99	HttAJI00	HttAJI01	HttAAb-M02	HttAJI02	HttAAg02	HttANv03	Htrmuertas
232	48,1	43,9		40,1		44,2	44,6			43,6		
123	45,5	47,1		46,8		45,8						
124	44,2	43,3		46,5		48,4	49,1			49,7		
125	65,2	64,9		64,9		65,2	61,4			56,4		
131		48,8		52,0		52,0	49,4			50,4		
132		41,4		41,5		42,0	41,1			43,3		
134	64,2	55,7		55,0		54,4	54,4			54,0		
135		34,3		37,0		38,2	40,1					
136		50,7		50,7		50,1	50,1			49,7		
137		10,5										
138		50,4		48,4		49,1	49,1		46,2			
224		36,4	36,1	38,9		42,6	41,7					
139		23,1		33,0		32,7						
133			42,7	44,9								
140			53,4	52,4		53,0	53,4					
141		28,3		31,7		35,5	41,4					
142			34,9	39,8		44,6						
143			49,1	50,2		48,8	49,1					
144		45,8				47,5						
145			31,2	38,6		43,0	42,6					
146		30,3		38,3		40,8	43,9			44,1		
148		56,4		56,0			57,7					
150		50,7		51,7		51,1	51,7					
151			45,8	49,1		46,5	47,5					
153		55,0		53,4								48,9
155			9,5	11,9								
157		60,4		58,1		58,7	60,1					
207			19,8			32,1	33,3					
159		24,0		27,4								
160			46,8	48,4								
162			55,0	57,0		50,1	57,0		56,7			
164			26,0	39,5		41,1	44,2					
170			37,3	38,3		37,9	38,9					
172			32,7	34,3		34,9	35,2					
225			40,4	42,2		41,7	41,7					
175	50,1			48,4		52,0						

ID	HttAAg97	HttAJI98	HttAO-Nv98	HttAJI99	HttAD99	HttAJI00	HttAJI01	HttAAAb-M02	HttAJI02	HttAAg02	HttANv03	Htrmuertas
177		23,7		29,2		33,6						
178				40,1		42,6	44,2					
179				60,1		54,0		61,8				
180	47,5	48,8		49,1		49,1	50,1		49,1			
181		44,6		46,5		48,1	46,5		46,8			
193		45,5		44,6								45
182		26,5				33,6		35,8	35,8			
183				24,8								
184	59,7			58,7		59,1						57,4
185		44,2		45,2		45,8	45,8		45,5			
186			53,4	52,5		54,4	54,0					
223						36,7		37,9				
188		56,7		54,0								56,5
195				36,4								
200				9,8								
201		25,7		28,7		30,6						
202					21,7	29,5	34,3					
203				20,2								
204					33,3							
205					26,8							
206					36,1							
207					10,7							
208		23,1		26,8		34,6	35,5		36,1			
209				6,3								
215						40,1						
216	50,1	49,7		50,4		50,1	50,1		49,4			
217						30,6		34,9				
218	42,7	42,3		43,0		43,9	42,6		43,9			
219							51,1					
227							37,9		38,9			
228											18,4	
229											40,4	
230											12,9	
234											25,4	
235											8,4	
236											4,0	

POBLACIÓN 2 (-6 m)

ID	aJI97	aO97	aJI98	aNv98	aMz99	aAg99	aJI00	aNv00	HFSJI97	HFSO97	HFSJI98	HFSNv98	HFSMz99	HFSAg99	HFSJI00	HFSNv00
7	7,4	7	6,5	6,5		6,4			16,3	21,1	20,6	16,8		18,7		
8	9,2	9	8,3	7,1					20,7	14,2	14,7	17,8				
6	4,6	4,8	4,7	5,3		5,7	6,8	5,9	9,5	10	14,3	15,5		13,4	13,7	16,8
3	12,5	12,2	10,6	12			11,9	12,3	13,3	13,3	17,5	14,3			14,7	12,5
174				4				7,3	de	la	3	6,6				11,4
2	8,2	7,6	8,5						25,6	23,5	27,3					
5		5,3	9,7	10,5		10,8				9,4	10,5	9,1		9,6		
9	9,4	9,4	9,5	10,7		8,3			25,2	21,6	25,6	18		22,9		
10	7,4	7,3	7,6	7,1					13,2	15,2	13	11,7				
108		10,5	8	7,4		9,1	10,3			15,6	16,9	15,3		15,4	15,8	
128		8,7	8,7	7,9		9,6	10			20,8	22,8	22,9		20,7	18,1	
117		8,7								16,7						
105		9,7	7,3	6,9		7,6	8,4	7,8		17,1	17,5	15,9		16,3	16,3	16,7
113		7,6	8,7	7,6		9,7	9,5	10		12	10,7	9,7		12,9	14,6	14,6
122		7,2	8,1	7,5		7,8				16,3	19,1	16,2		12,4		
129		6,8	5,8	5,7		7,3	6,2	6,7		18,5	19,4	19,6		17,1	20,5	20
196																
167			7,5	6,5		6,6	6,2	9,2			6,8	10,1		11,7	16,1	12,5
35			14,1	12,3		15,6	16,9	14,5			19,6	22,4		16,8	14,5	13,1
169				9,1		10						17,1		14		
161				8,1								11,6				
156				10,6		12,9	13,1					20,8		19,4	22	
171					8,5	9,1	10,5	9,6					11	13	12,5	14,2
173					6	7,1	8,4	8,1					7	10,4	9,7	9,7
192					7,5								8			
168					4,5	4,8							6	9,4		
163					6	6,9	9,6	9,2					7	9,4	12,1	12,5
191																
188					9,9		10,5						10,5		15,7	
175					8,5		10,8						20		18,4	
176					11								14,5			
190						8	11,3	11,1						9,8	10,7	14,8
212																
211							4,4								6,1	
214							5,7								4,8	

ID	aAg99(N)	aFb00(N)	aJI00(N)	aNv00(N)	HFSAg99(N)	HFSFb00(N)	HFSJI00(N)	HFSNv00(N)
7	7,5	11,2			17	10,2		
8								
6	6,7	8,4	6	5,7	12,8	14,5	16,1	17
3			12,2	12,3			12,4	12,5
174			8,5	7,9			6,3	9,3
2								
5	11				10,7			
9	8,1	8,7			23,3	22		
10								
108	10	10	8,9		13,8	12,5	13,8	
128	10	8,4	9,5		17,2	19,4	18	
117								
105	6,4		8,5	8	19		19,7	18,8
113	9,7	8,9	9,8	8	12,8	12,7	13	14
122	7,8				13,3			
129	7,7	7,4	6,3	7,6	17	17,5	19,1	16,3
196								
167	7,4		6	10	10,1		14,5	9,9
35	15,9	16,6	16	16,6	15	17,8	15	15,9
169	9,3				16,9			
161								
156	12,4		12		20,8		19,4	
171	9		10	10	11,1		11,8	12
173		8	8	7,7		9,2	7,8	7,6
192		11,5				10		
168	5,3				7,3			
163	7,3		9	10	6,8		10,4	9,9
191								
188			9,2				14,4	
175		12,9	10,8			12,6	17,9	
176								
190	6,8	9,5	10	10,2	13,5	9	12	12,8
212								
211			5				5,1	
214			5,7				7,1	

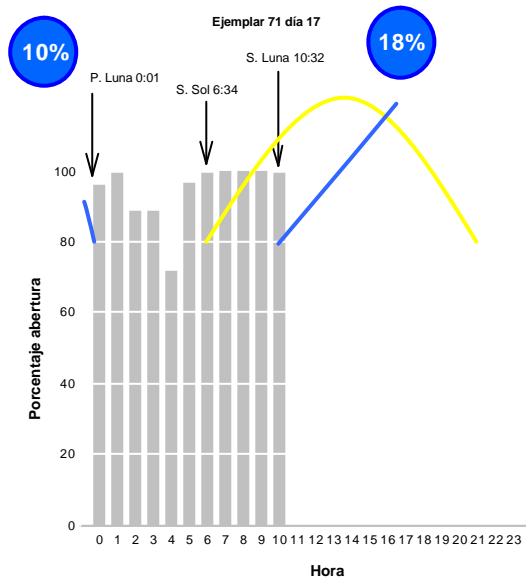
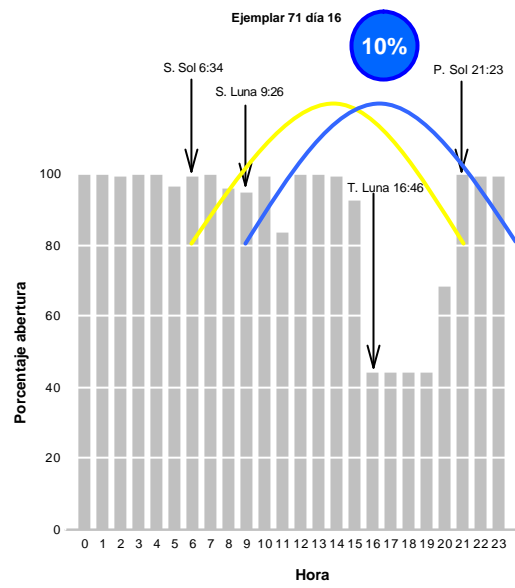
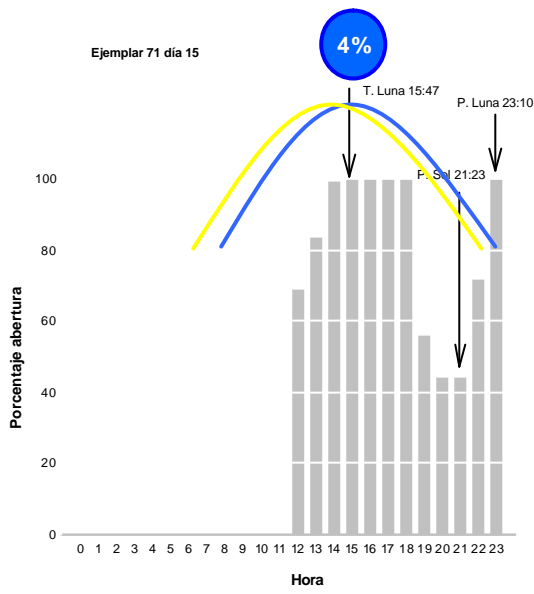
ID	HttJI97	HttO97	HttJI98	HttNv98	HttMz99	HttAg99	HttJI00	HttNv00	HttAg99(N)	HttFb00(N)	HttJI00(N)	HttNv00(N)
7	30,0	34,1	32,7	28,9		30,7			30,9	30,7		
8	37,7	30,8	30,1	31,0								
6	18,2	19,1	23,2	25,5		24,1	26,4	27,9	25,3	30,0	27,3	27,7
3	36,2	35,6	37,0	36,3			36,5	35,0			34,7	35,0
174				14,3				25,0			22,0	23,9
2	40,8	37,6	43,0									
5		19,4	28,4	28,4		29,4			30,9			
9	42,5	38,9	43,1	37,7		38,3			38,3	38,1		
10	26,9	28,8	27,1	24,9								
108		34,9	31,7	29,0		32,2	34,7		32,2	30,9	30,2	
128		36,9	38,9	37,5		38,4	36,5		35,6	34,9	35,5	
117		32,8										
105		35,0	31,1	28,8		30,4	31,8	31,2	31,0		35,4	33,6
113		26,1	26,8	23,8		30,8	32,1	33,0	30,7	29,1	31,0	28,8
122		29,7	34,1	30,1		26,9			27,8			
129		31,2	30,3	30,3		30,7	32,1	32,5	31,3	31,2	30,9	30,4
196												
167			20,7	22,2		24,0	27,7	29,5	23,8		25,7	28,3
35			45,3	44,9		45,2	45,3	39,6	44,0	48,0	44,1	46,1
169				33,9		32,4			34,0			
161				26,6								
156				40,3		43,0	45,9		43,5		41,4	
171					26,7	29,8	31,8	31,9	27,7		30,2	30,4
173					18,2	23,6	25,2	24,7		24,0	22,6	21,9
192					21,9					31,1		
168					14,6	18,5			17,3			
163					18,2	22,3	29,8	29,5	20,4		27,0	28,3
191					37*							
188					28,7		35,0				31,4	
175					35,7		38,2			36,2	37,7	
176					34,7							
190						24,6	31,4	35,2	26,2	26,5	30,4	31,6
212												
211							14,5				14,6	
214							15,5				17,8	

ID	HttAJI97	HttAO97	HttAJI	HttANv98	HttAMz99	HttAAg99	HttAFb00	HttAJI00	HttANv00
7	27,1	28,6	31,2	29,7		30,3	33,6		
8	28,0	26,8	30,6	31,2					
6	16,8	18,4	23,1	24,2		26,2	26,8	28,0	27,7
3	32,7	33,6	34,6	35,8		36,4	36,1	36,7	35,5
174				10,2		17,9	17,9	23,4	24,0
2	34,3	34,3	35,2						
5		29,2	28,9	31,2		33,6			
9	36,4	35,5	36,1	36,4		36,4	37,3		
10	26,5	27,1	28,0	28,3					
108		26,0	30,0	29,2		29,2	29,5	28,9	
128		32,4	35,8	34,9		35,2	34,3	35,2	
117		22,0		0,0		0,0			
105		25,1	32,4	34,9		35,5		37,0	37,6
113		25,4	28,6	29,2		28,6	28,3	28,6	27,4
122		26,5	28,6	29,5		30,0			
129		29,7	30,3	30,3		30,6	30,3	30,6	29,5
196				0,0					
167			19,2	19,8		22,8		24,8	32,4
35			44,6	44,6		45,5	45,2	45,5	45,2
169				36,4		35,5			
161				27,4					
156				46,8		46,8		46,8	
171					24,2	30,0		30,6	31,2
173					15,0	23,1		23,4	23,4
192					19,8		33,6		
168					10,0	15,8			
163					14,5	20,9		30,9	32,4
191					35,8	37,9			
188					27,1			35,2	
175					37,3		39,3	39,5	
176					34,3				
190						29,2	29,7	34,3	33,3
212							41,1		
211								10,0	
214								15,8	
13								25,1	

ANEXO 2

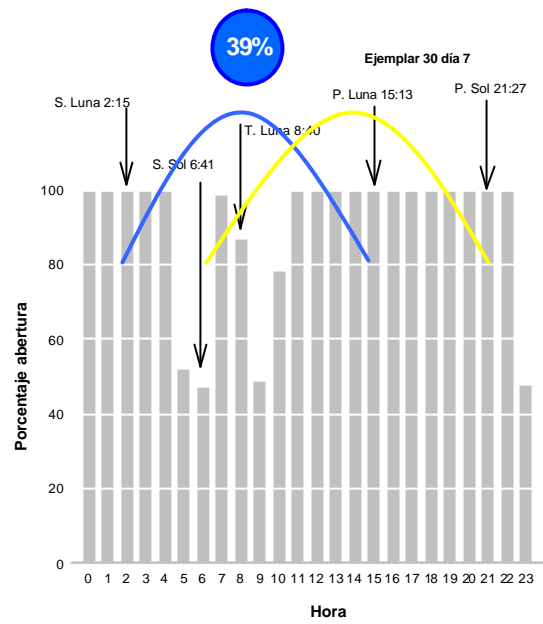
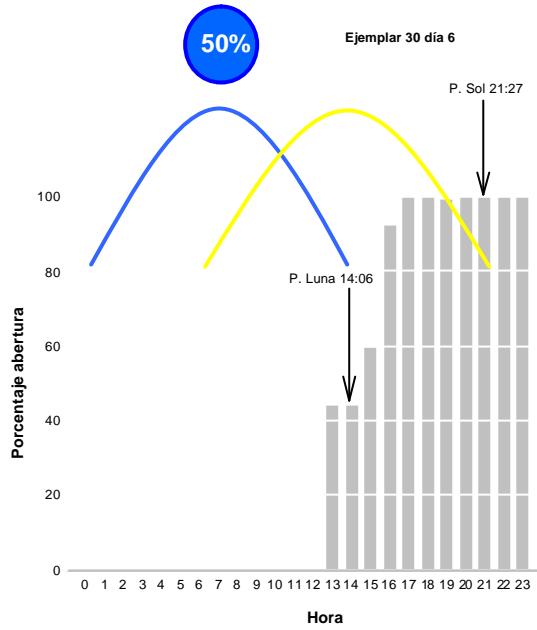
**GRÁFICAS DE LA ABERTURA PONDERADA DE LAS VALVAS DE LOS
EJEMPLARES ESTUDIADOS EN EL EXPERIMENTO DE MOVIMIENTO DE
VALVAS**

Junio 99. EJEMPLAR 71

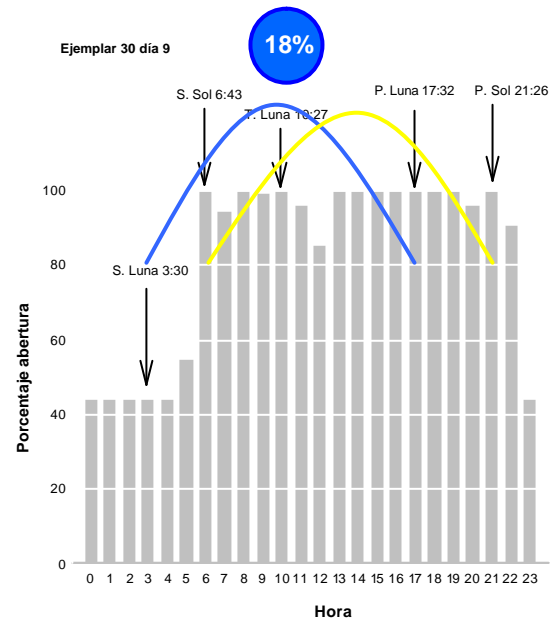
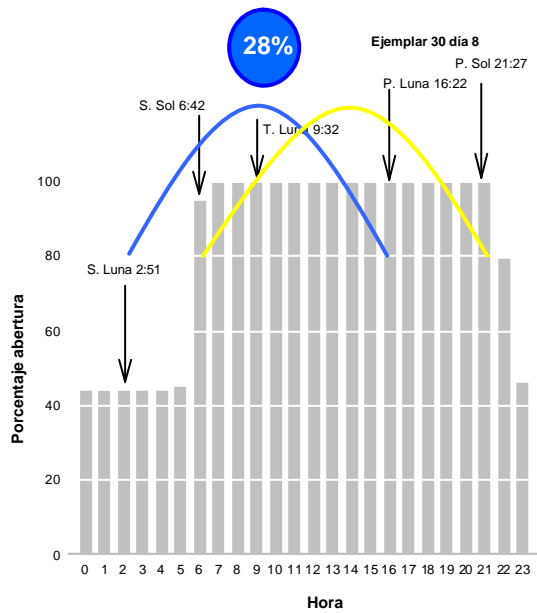


Julio 99. EJEMPLAR 30

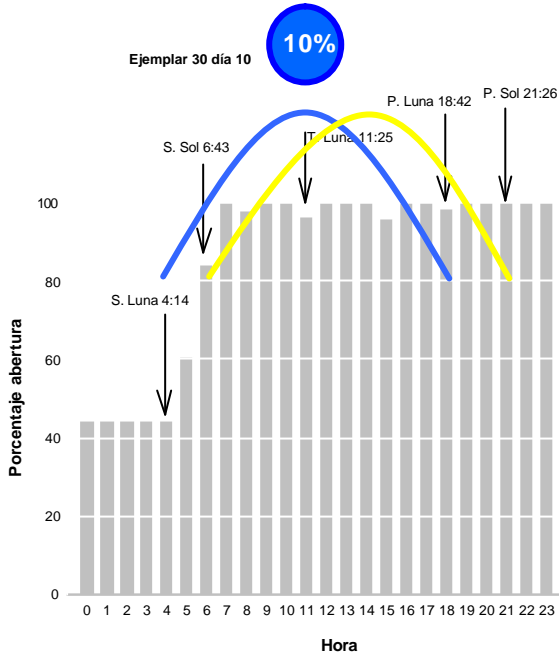
Día nublado hasta las 14:00



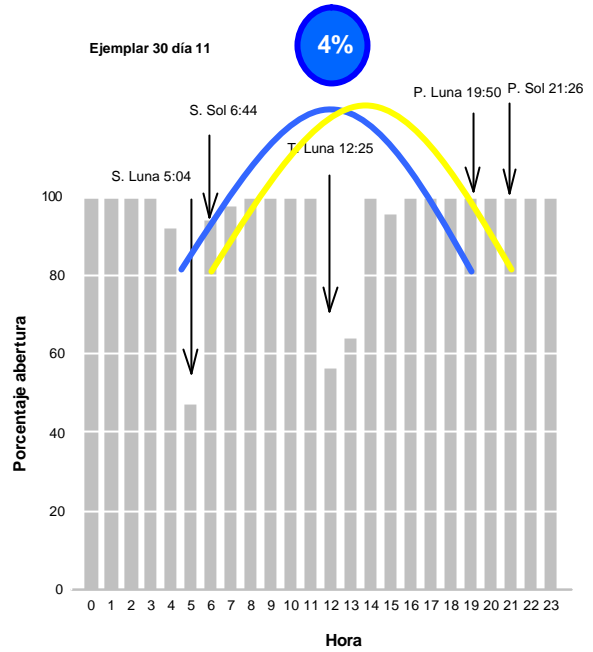
Ejemplar se cerró al ser molestado a las 12:05



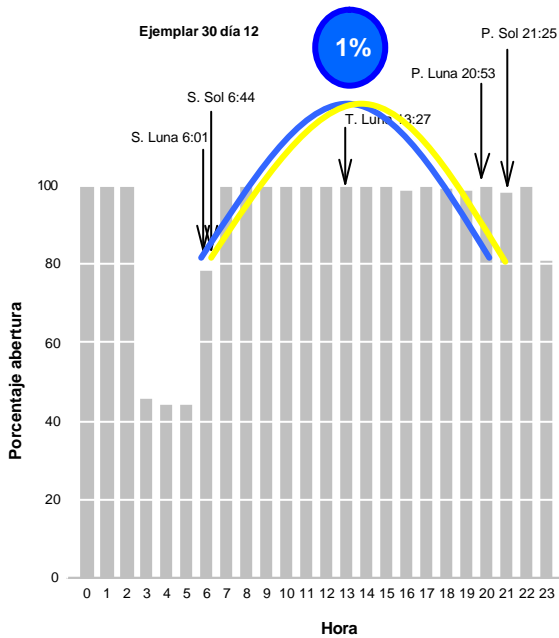
Mar algo movido, peor al acabar el día



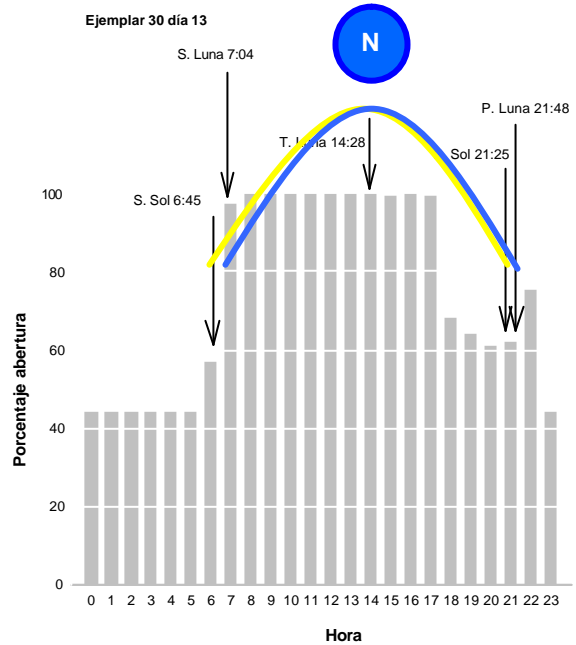
Mar de fondo considerable, peor al avanzar el día

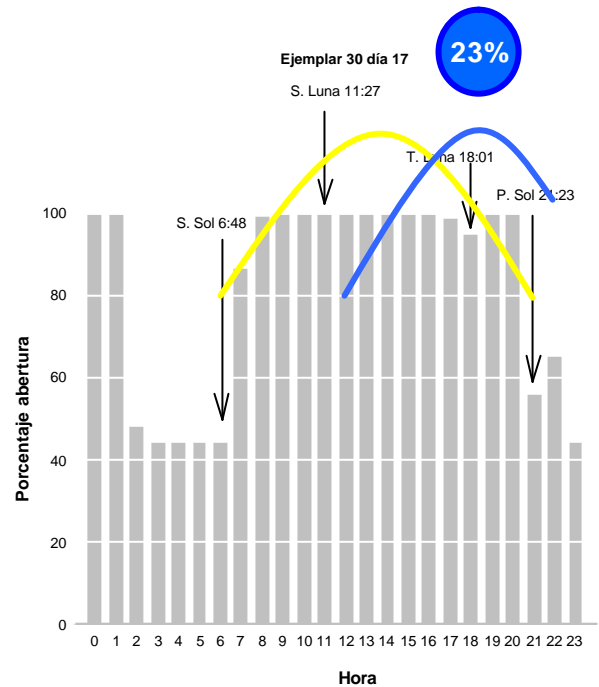
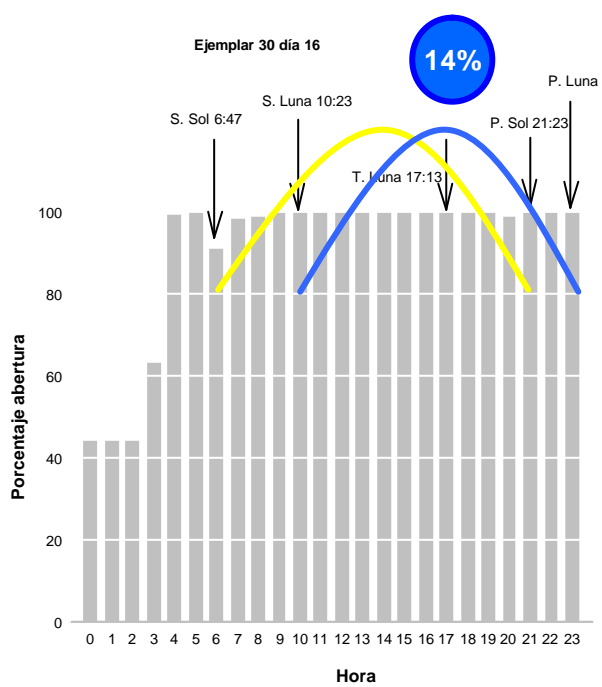
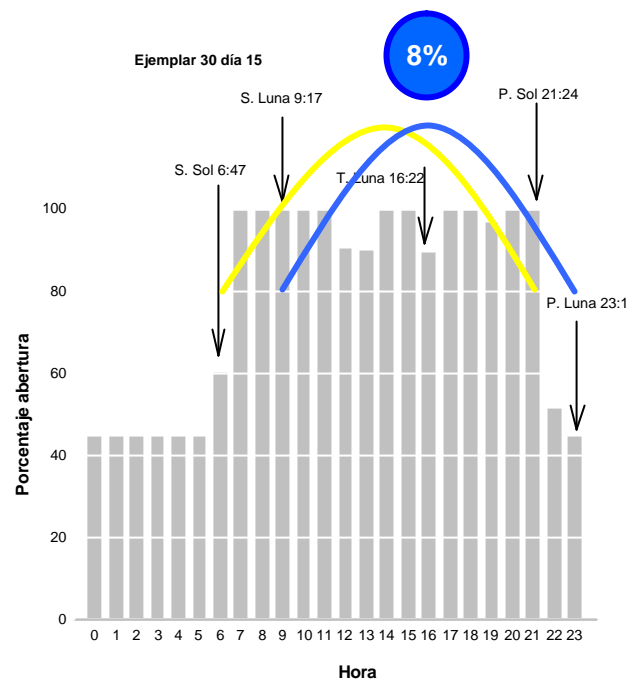
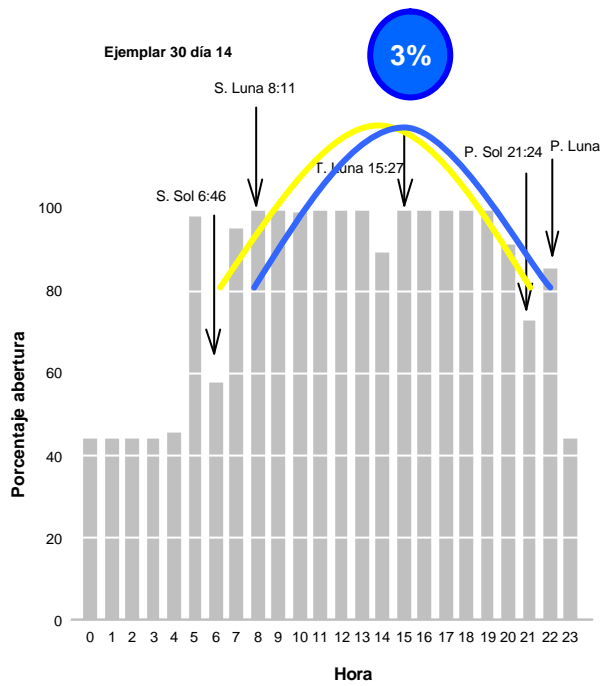


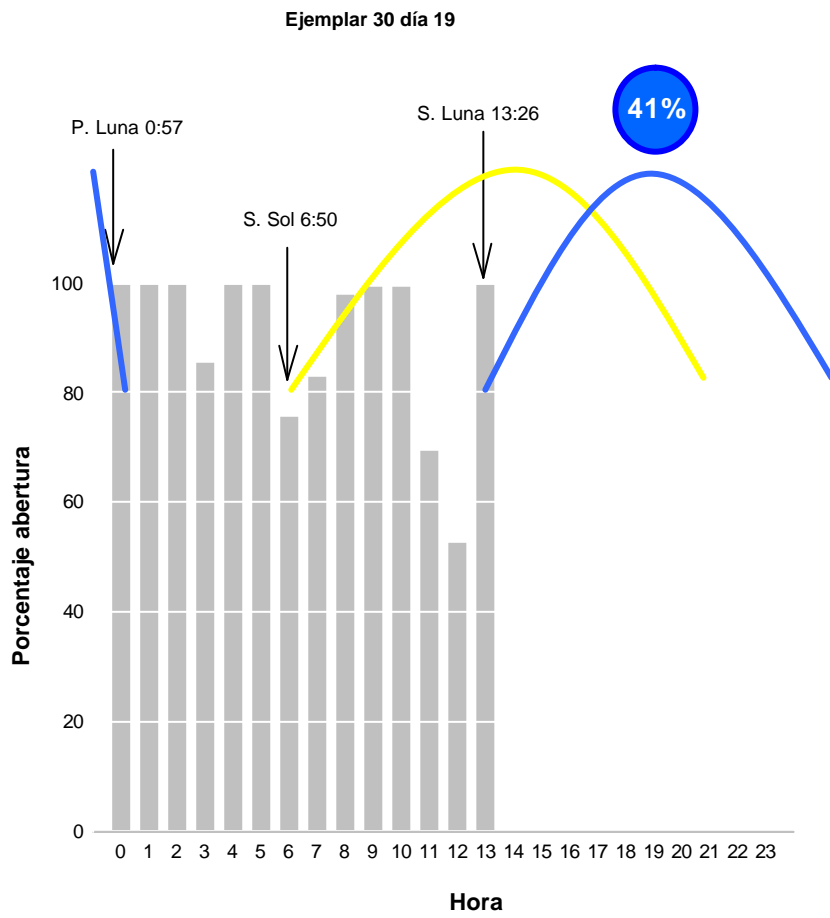
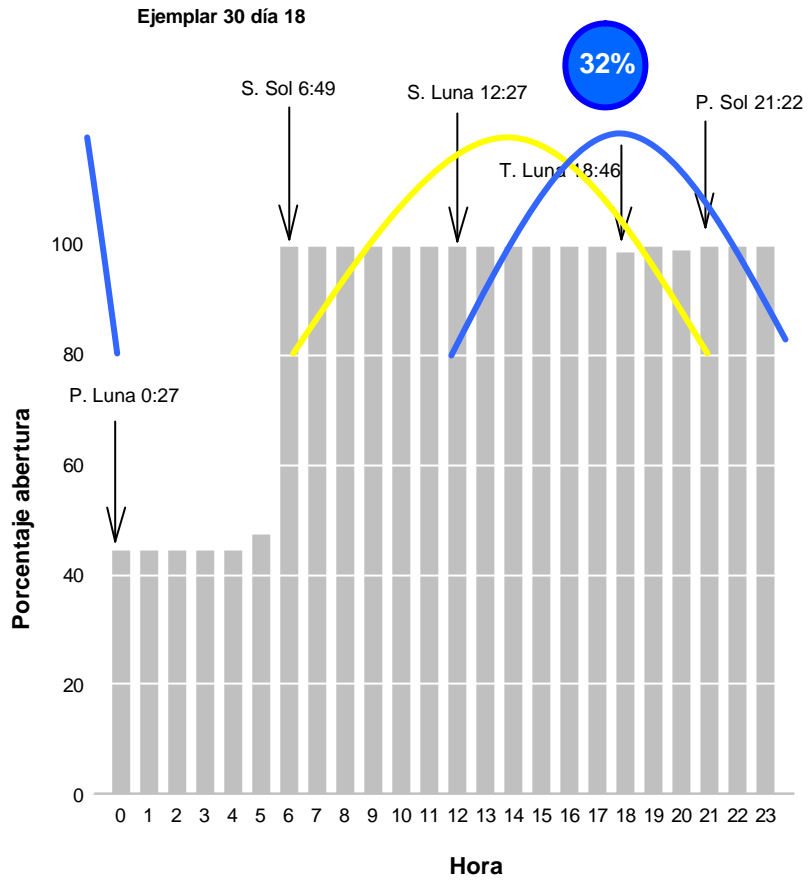
Nublado, sin mar de fondo



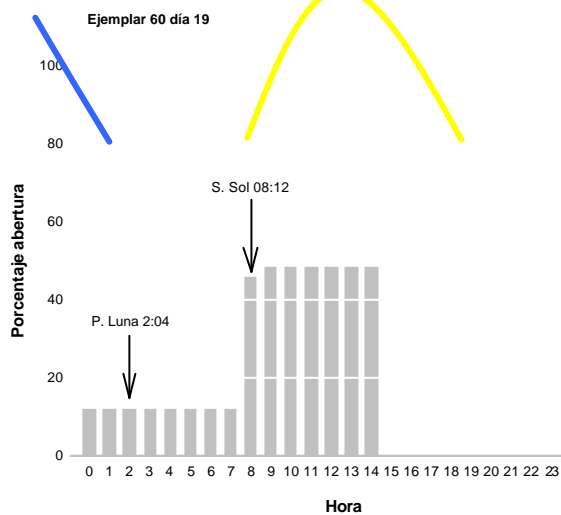
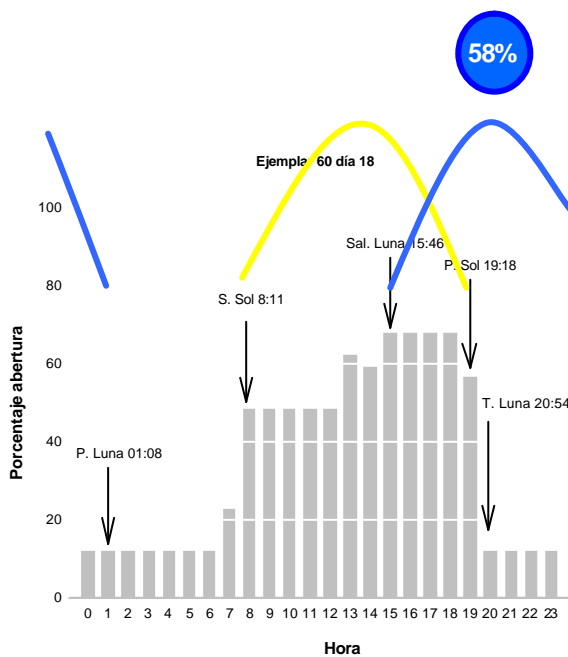
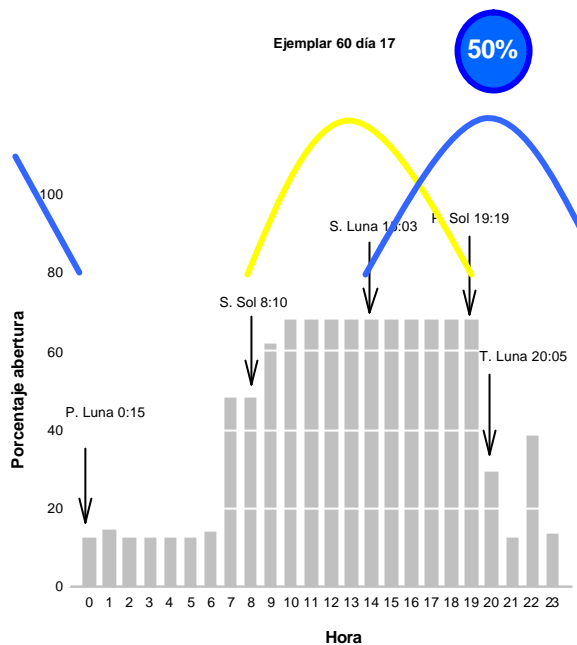
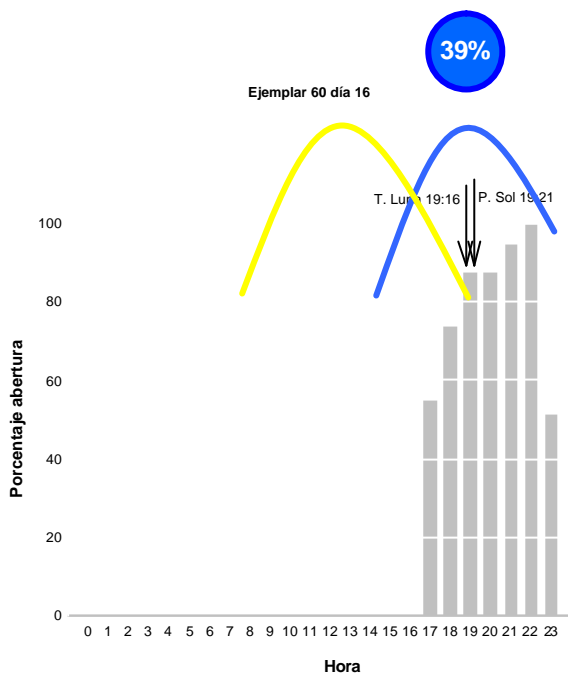
Se fue nublando según avanzaba el día, el mar fue empeorando también. Tormenta por la tarde



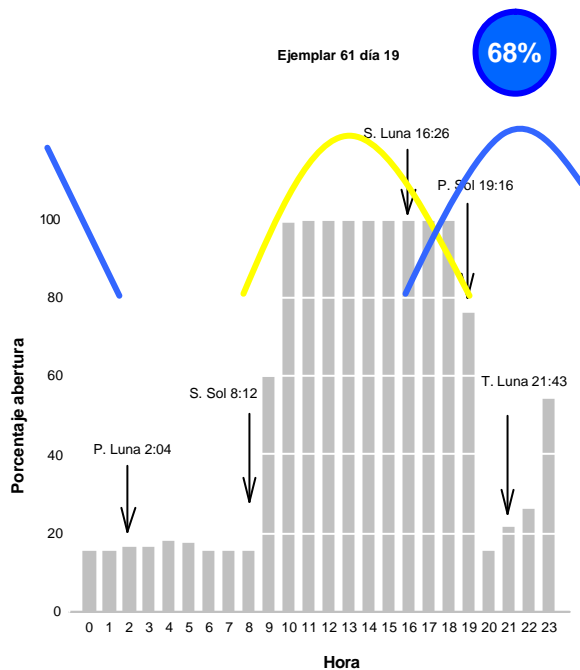
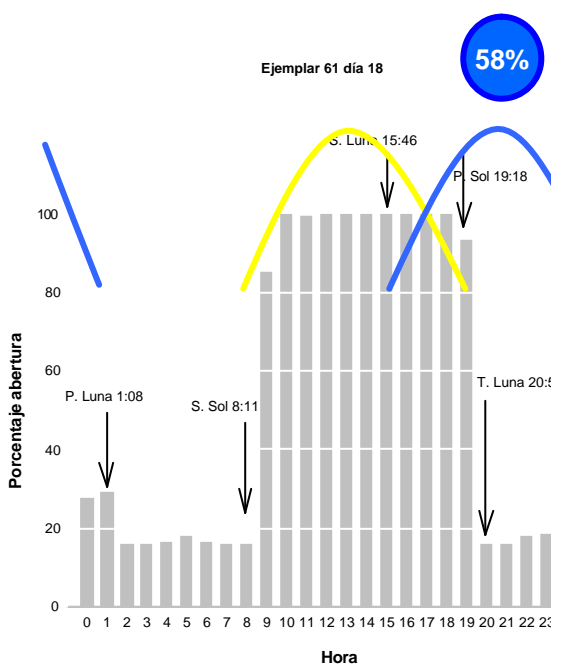
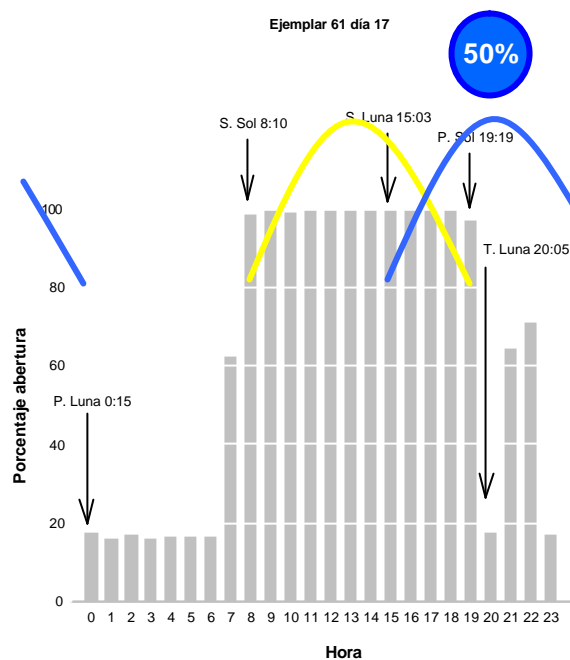
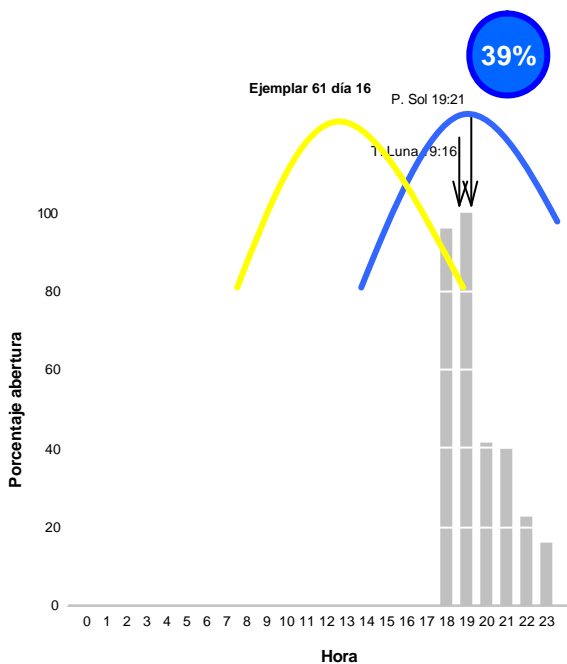


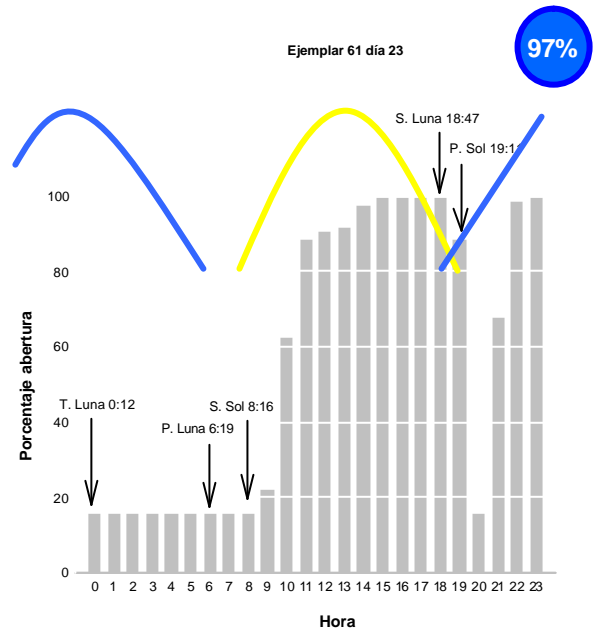
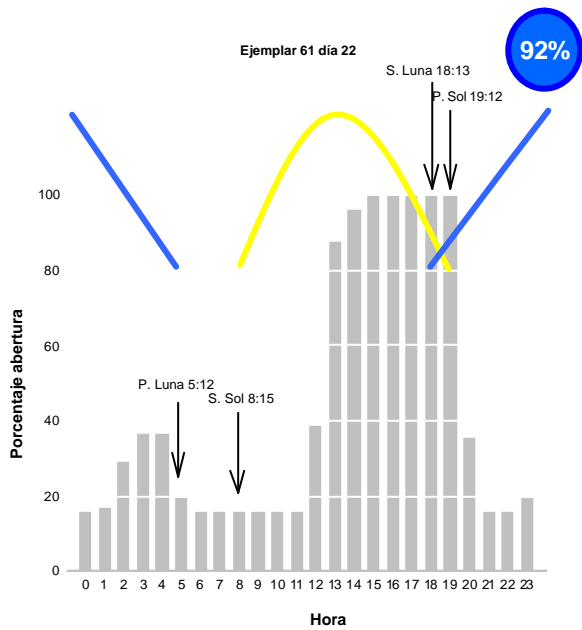
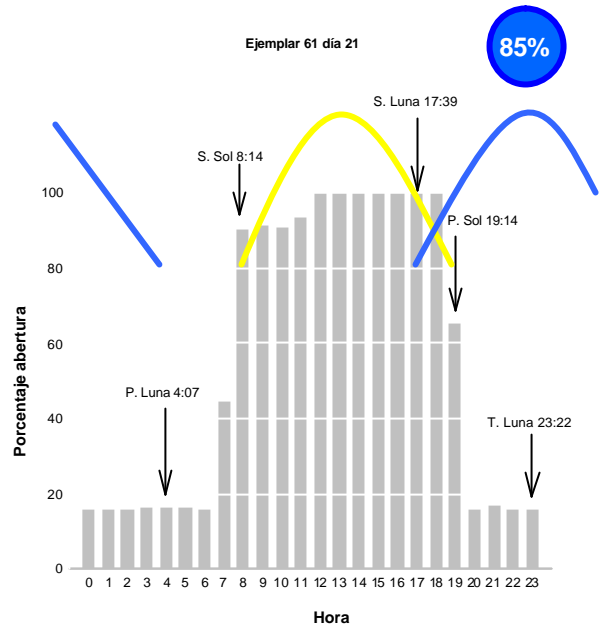
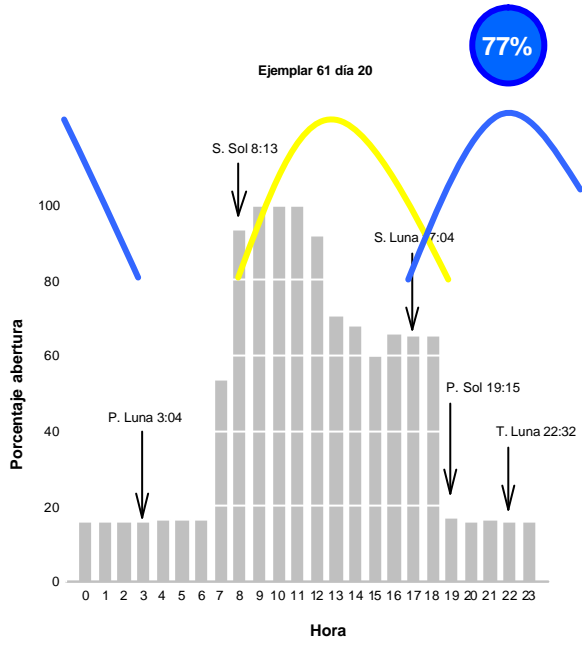


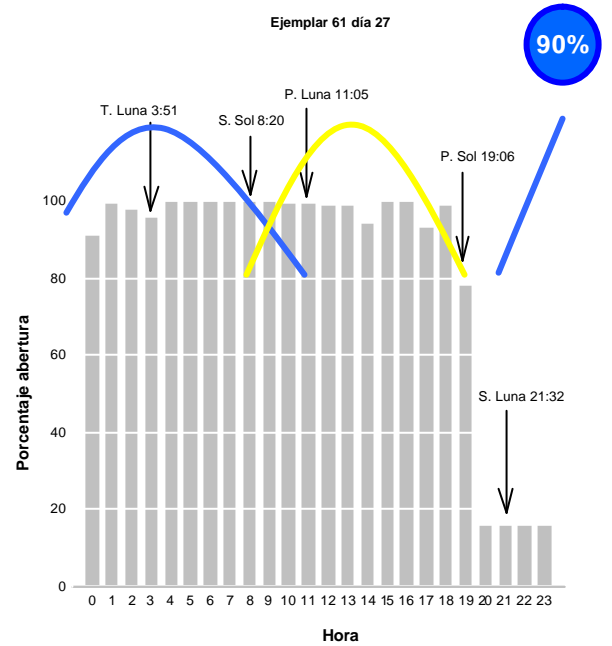
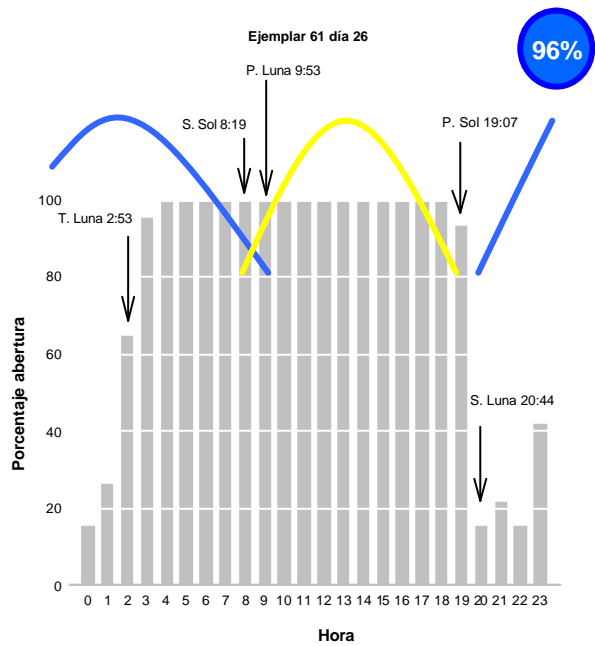
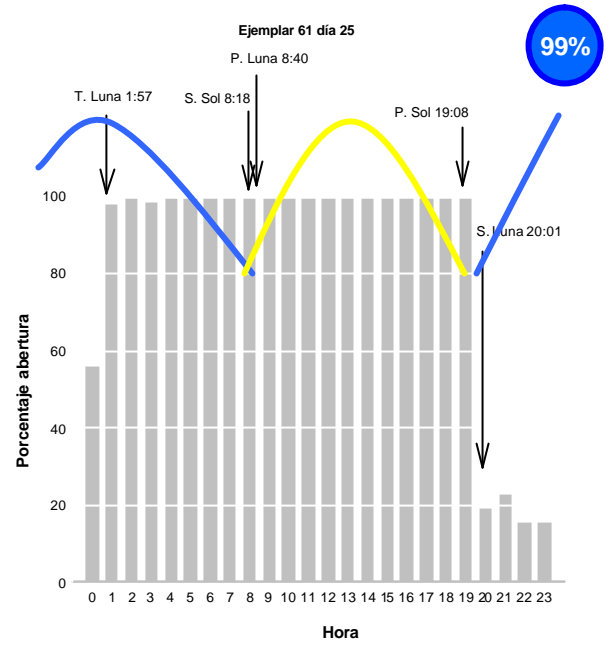
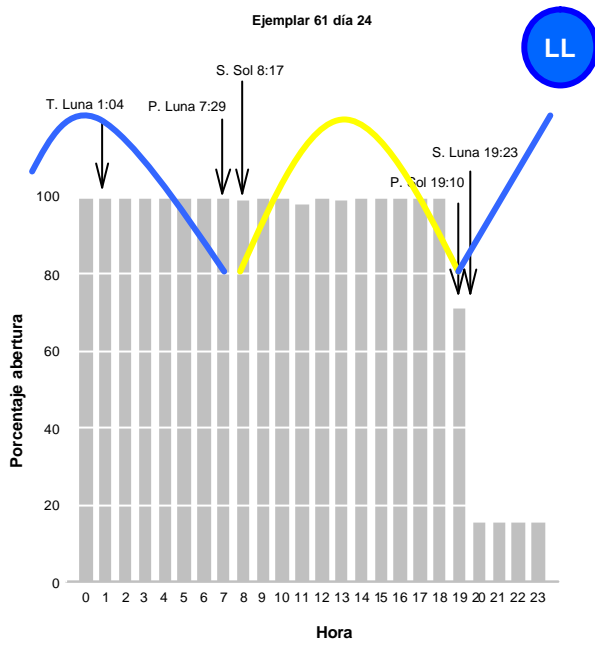
Octubre 99. EJEMPLAR 60

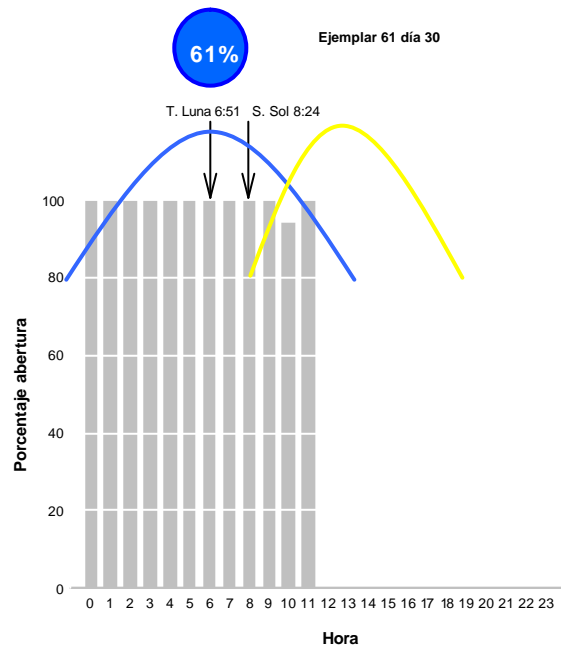
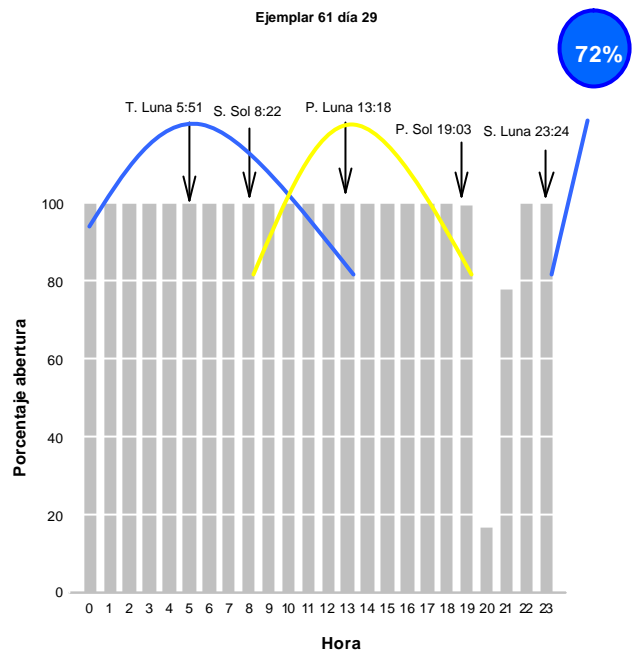
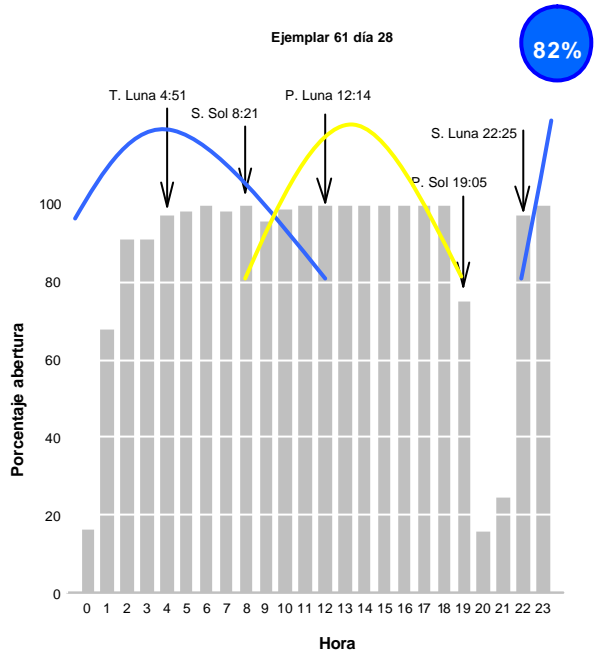


Octubre 99. EJEMPLAR 61

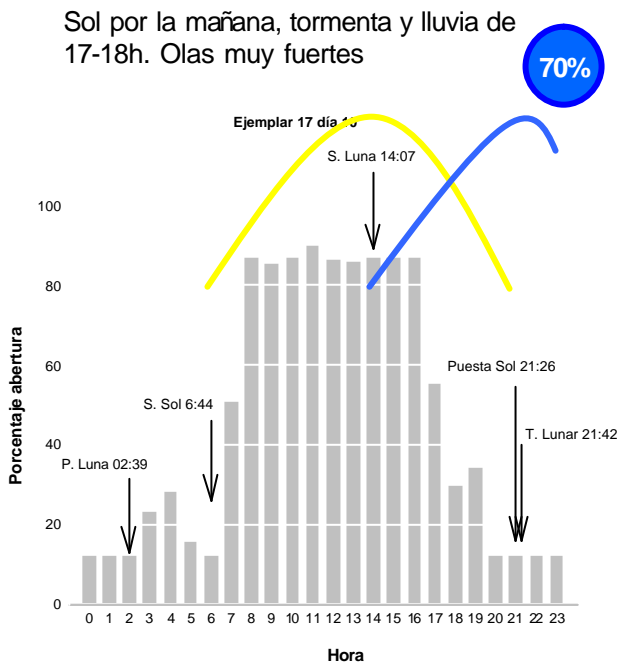
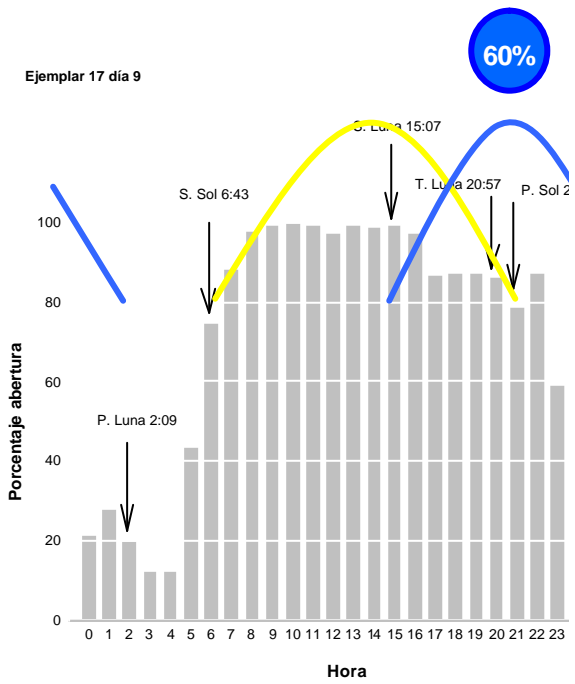
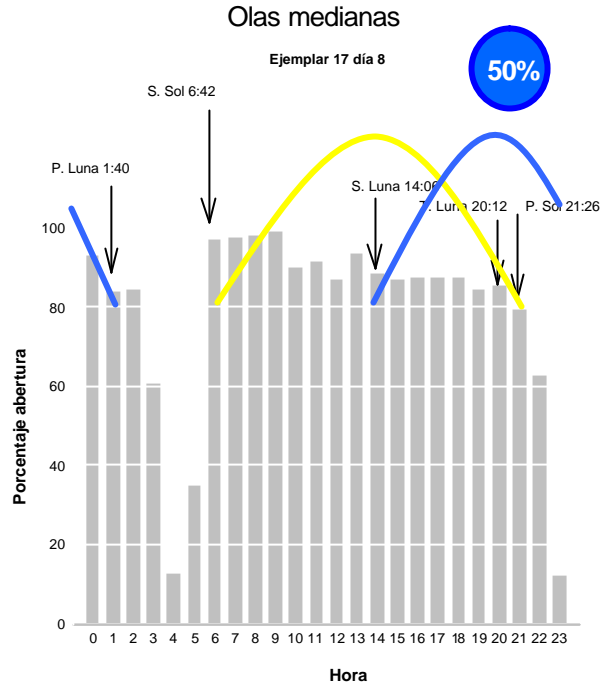
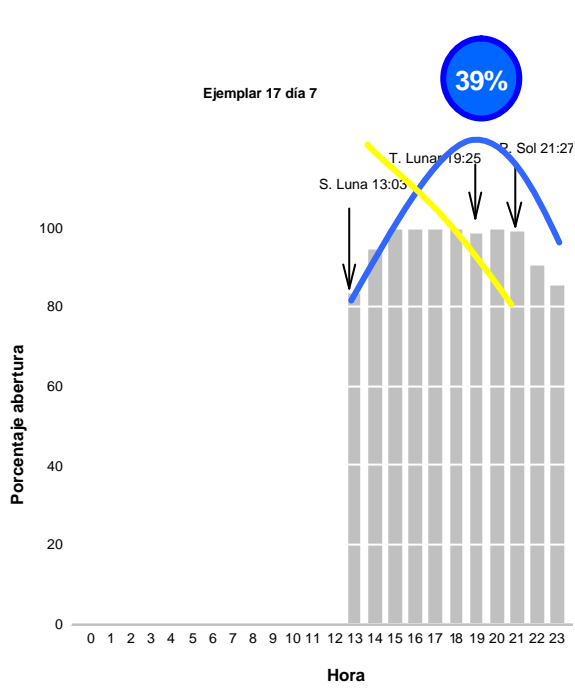


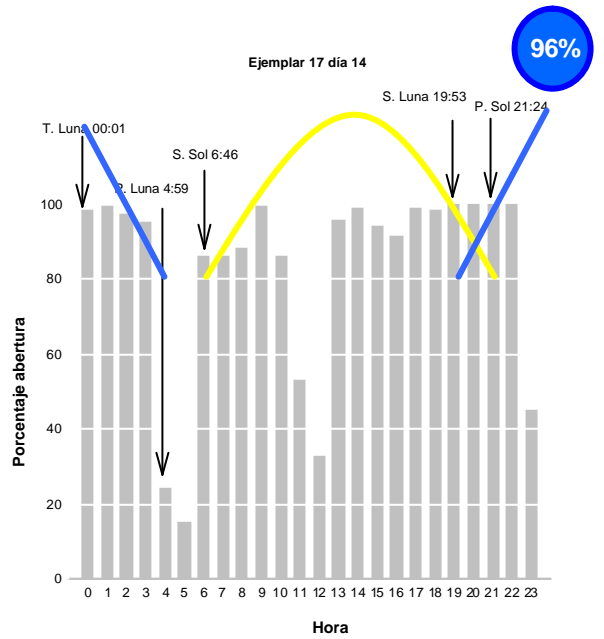
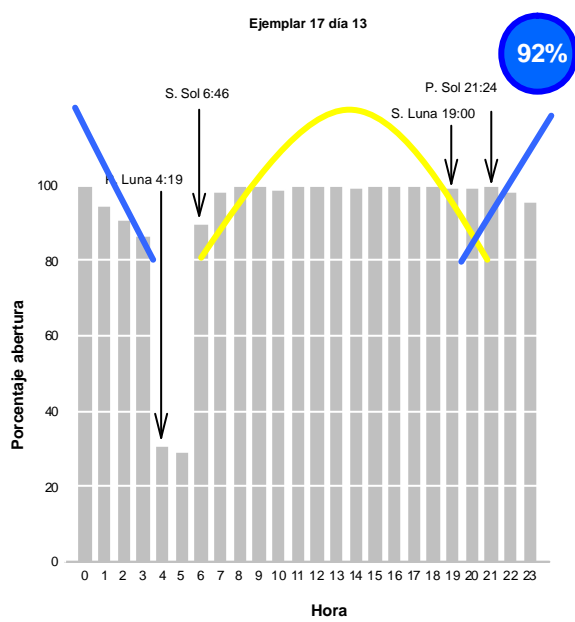
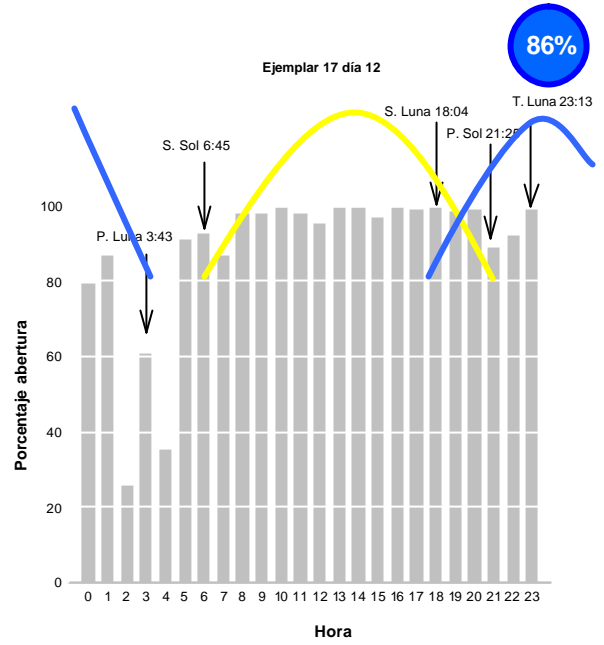
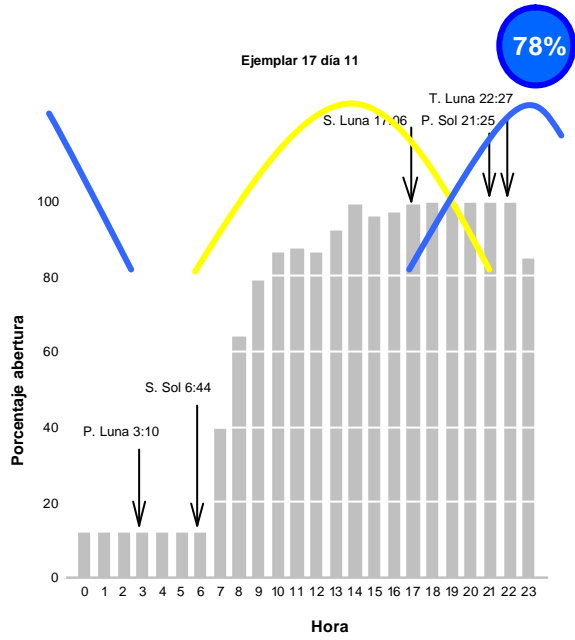




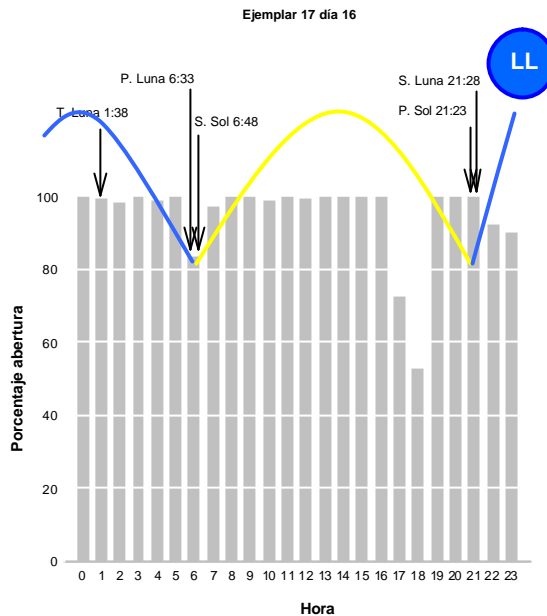
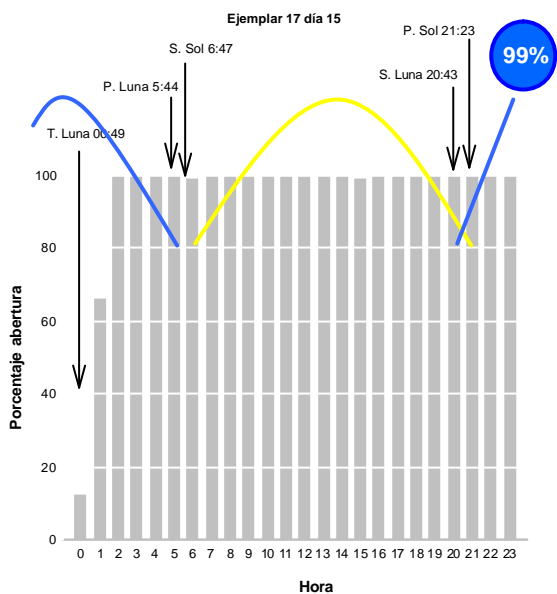


Julio 00. EJEMPLAR 17

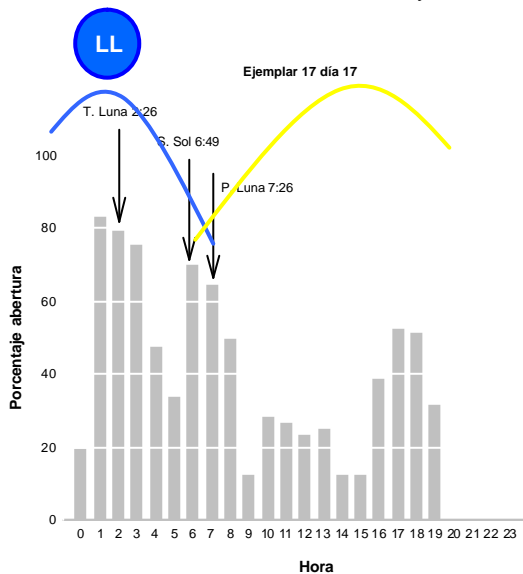




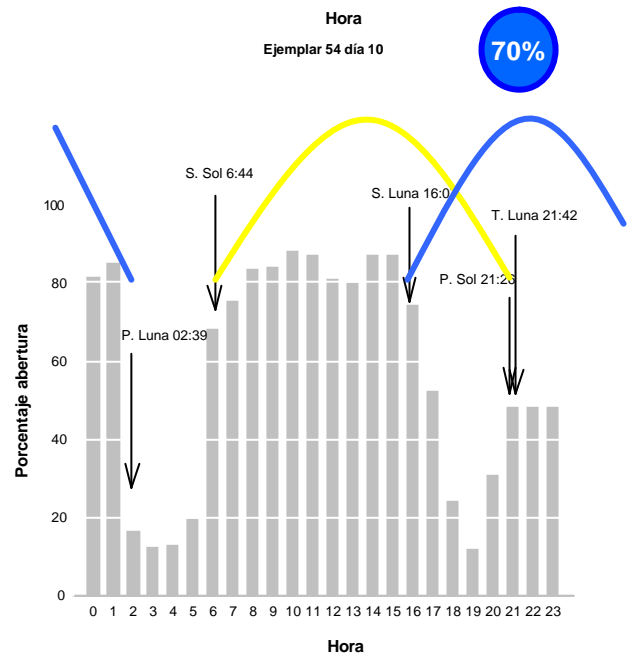
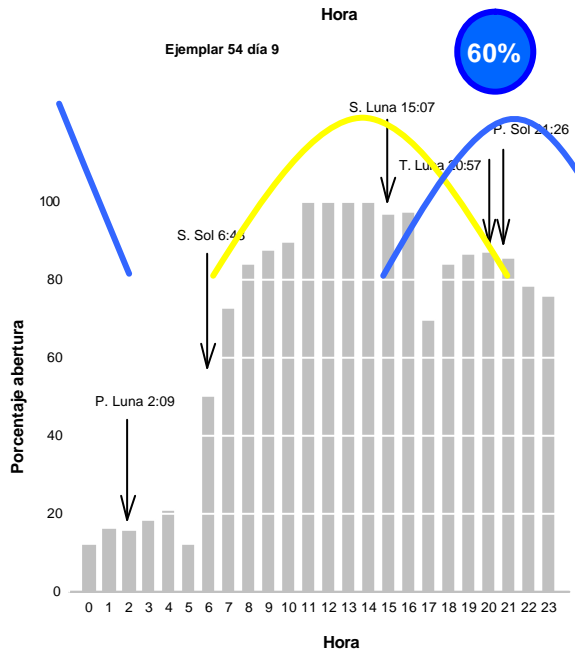
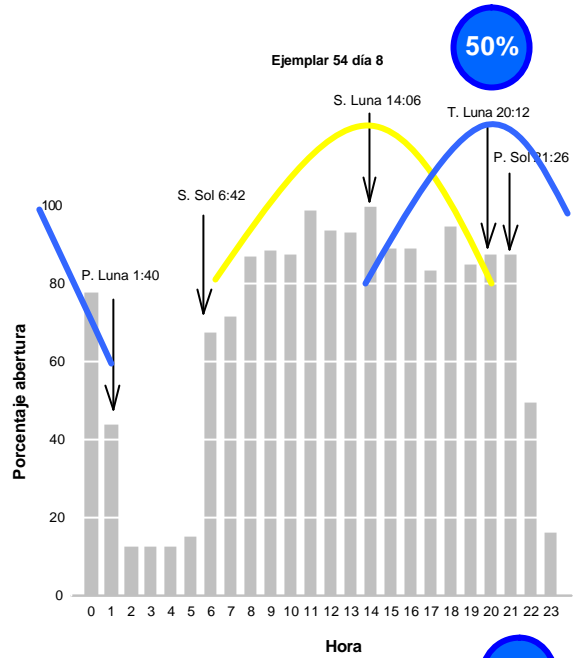
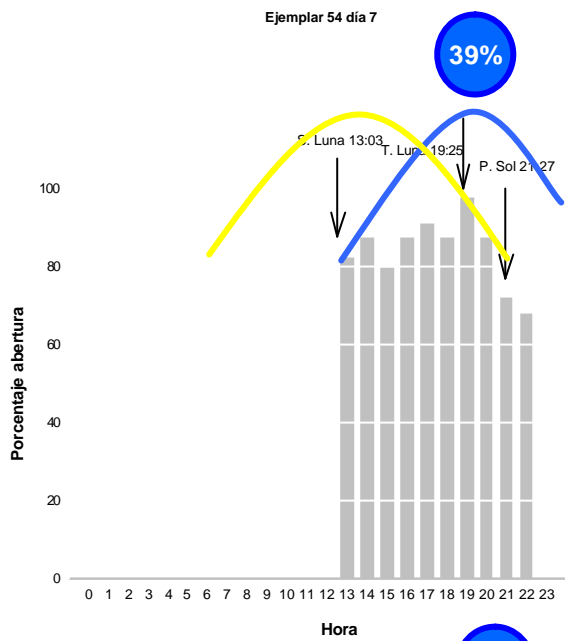
Algo de olas de viento

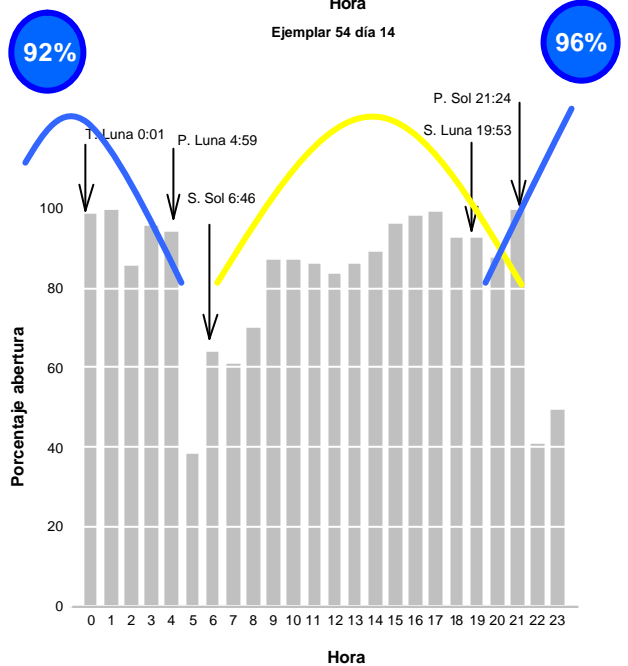
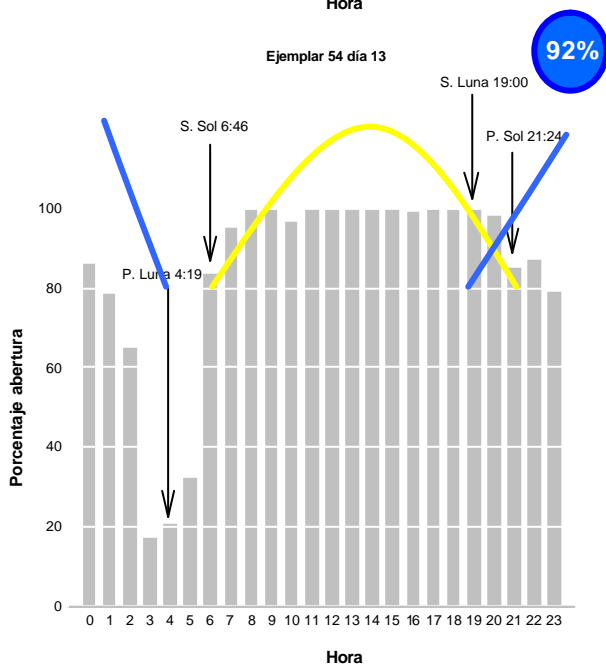
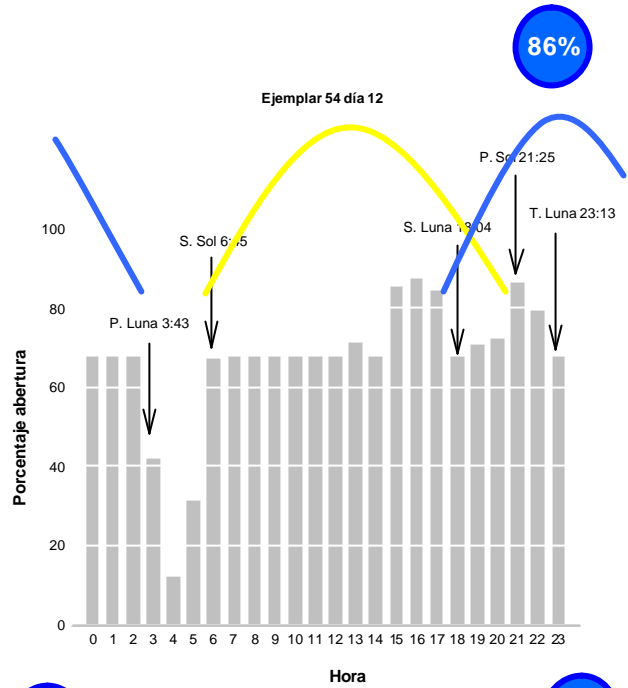
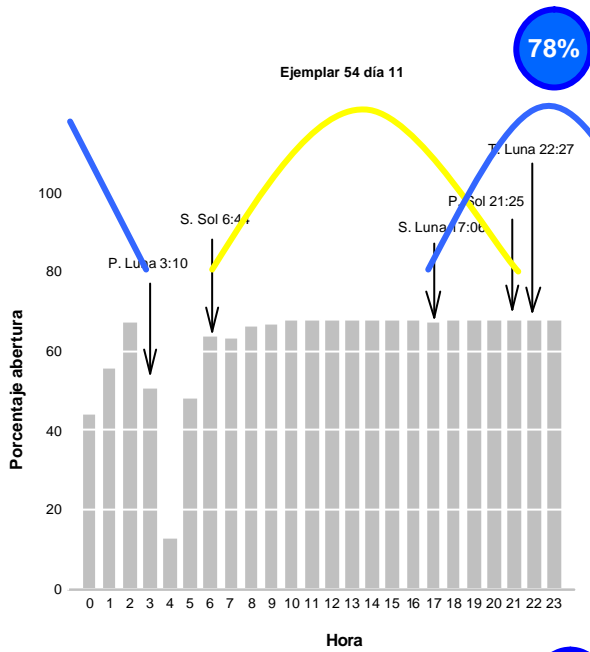


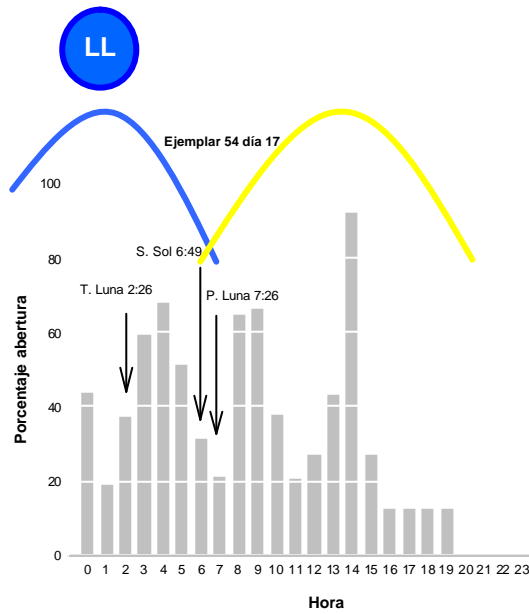
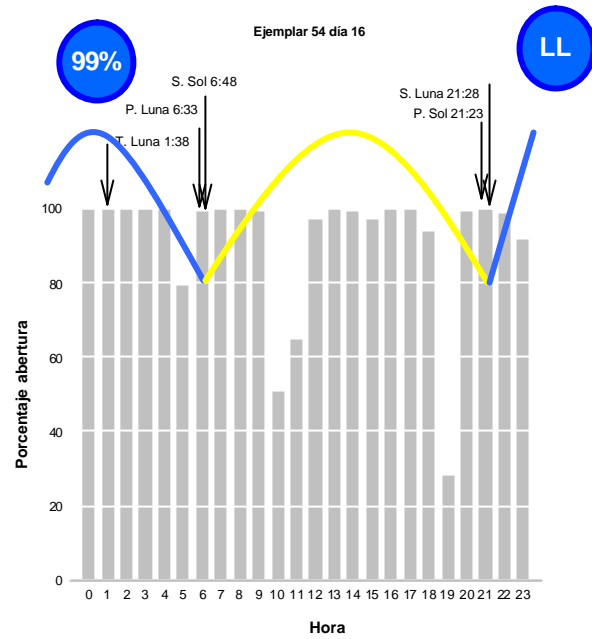
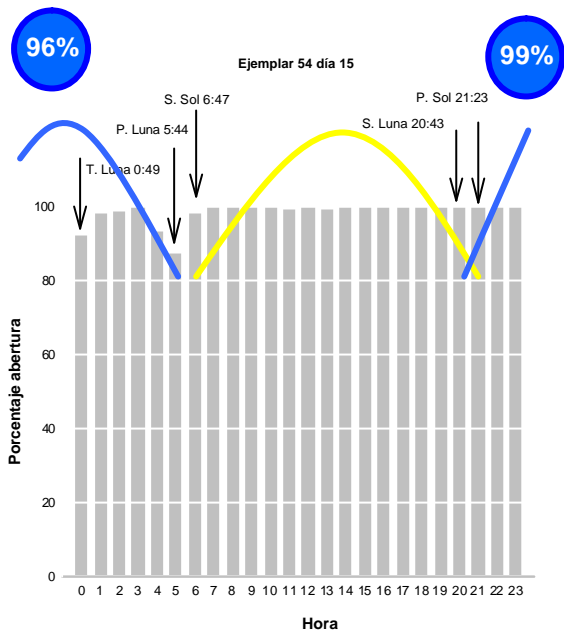
Temporal. Aire muy fuerte de N. Gran mar de fondo que generaba olas de más de dos metros. Mar muy revuelto, marrón.



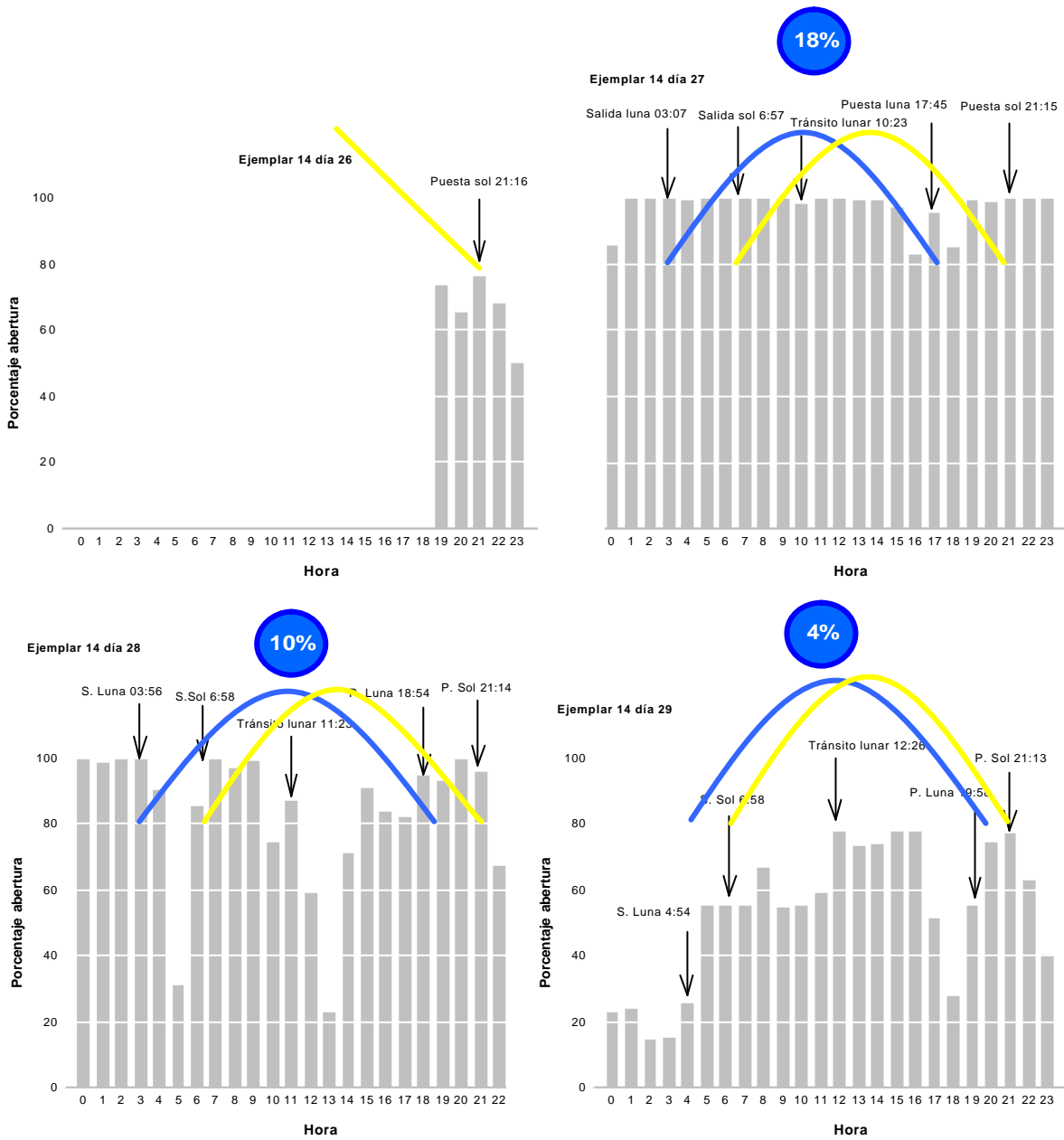
Julio 00. EJEMPLAR 54

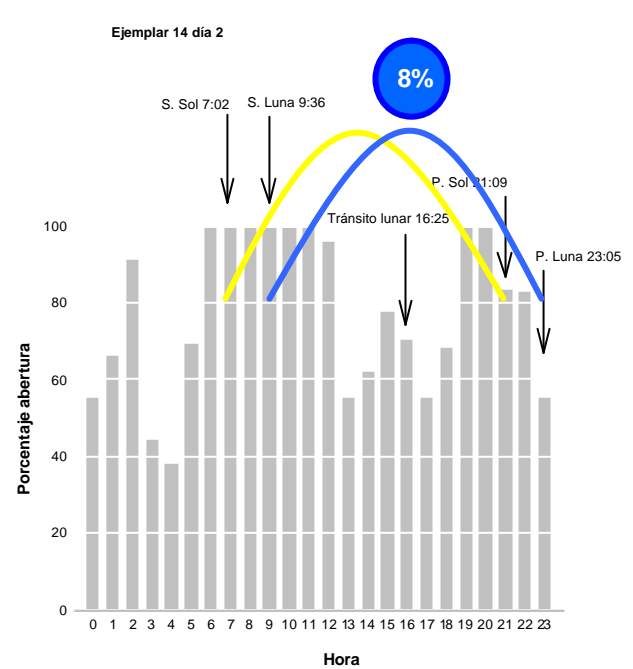
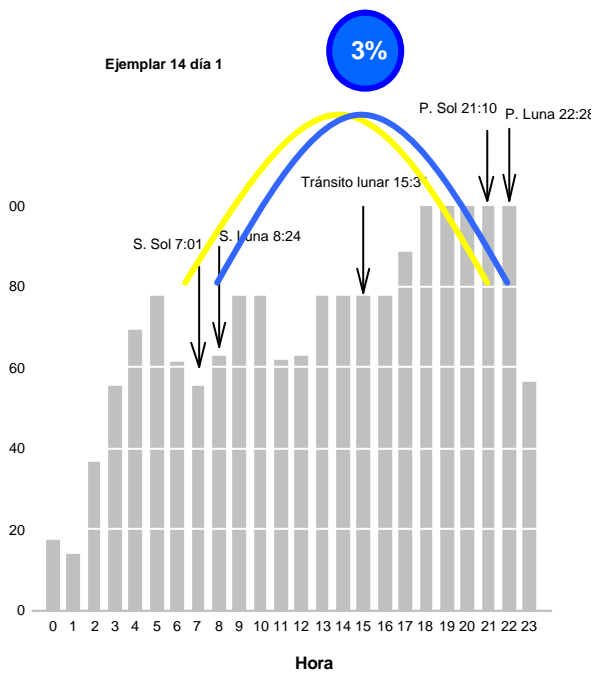
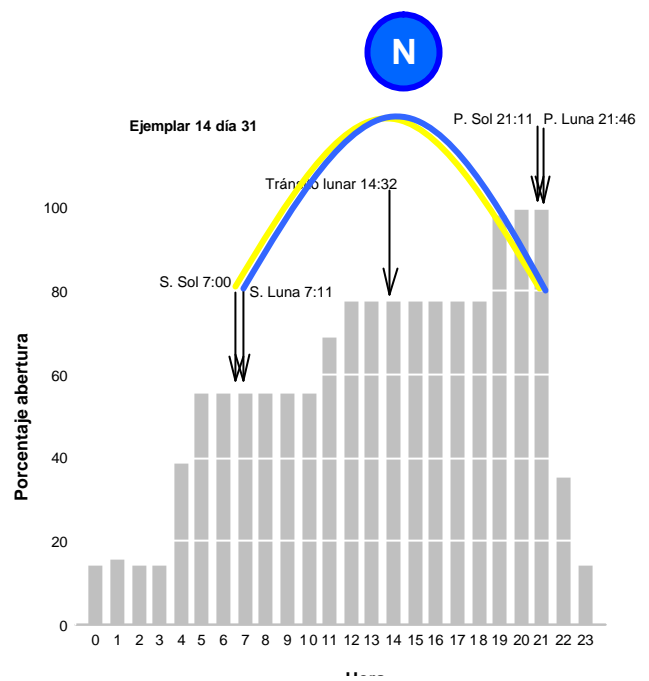
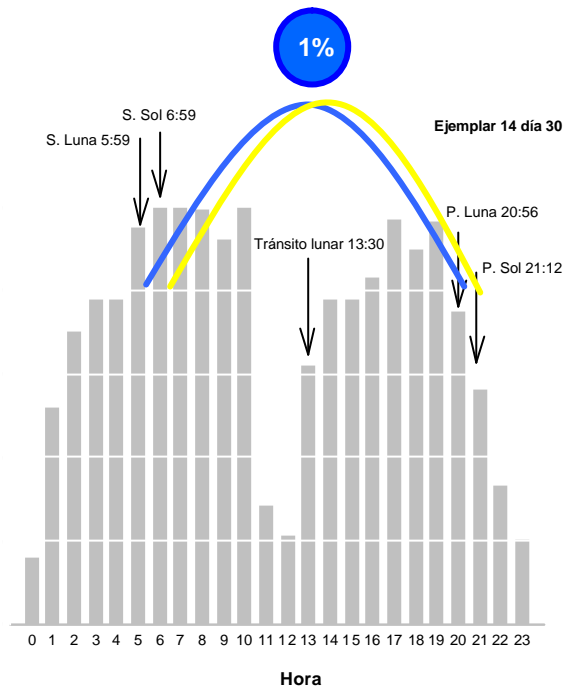






Julio 00. EJEMPLAR 14

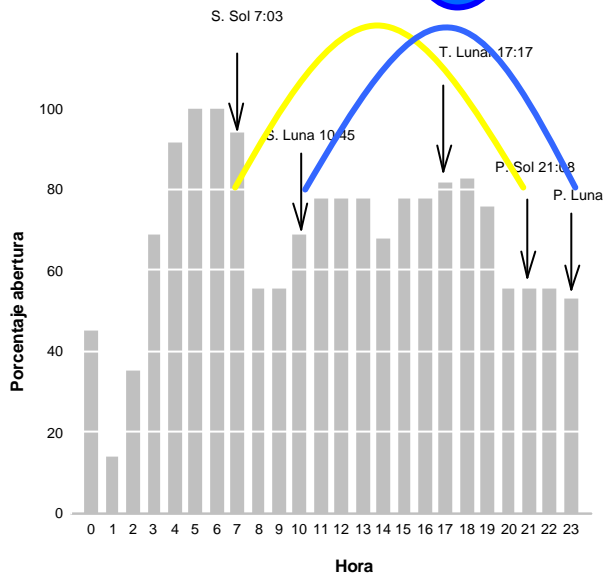




Ejemplar 14 día 3

MAR REGULAR MAL

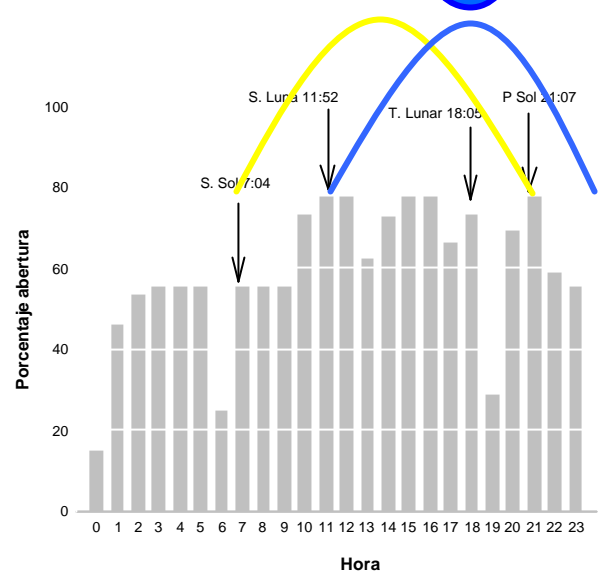
16%



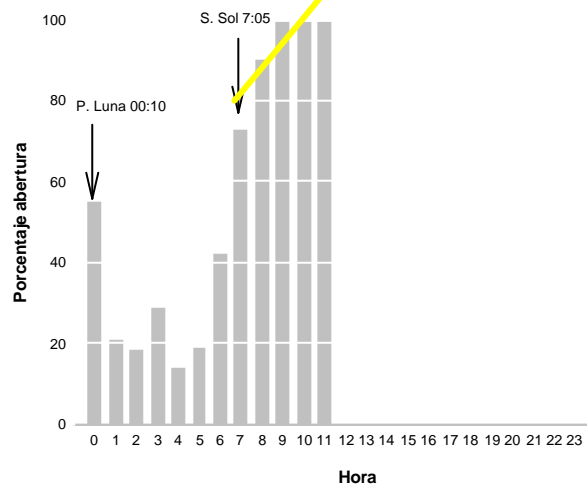
Ejemplar 14 día 4

MAR REGULAR MAL

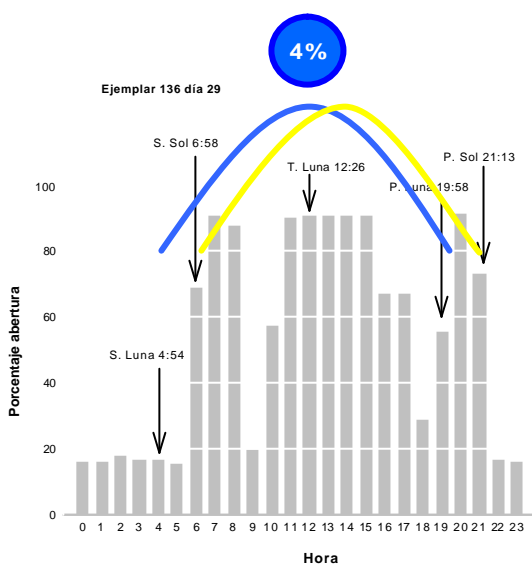
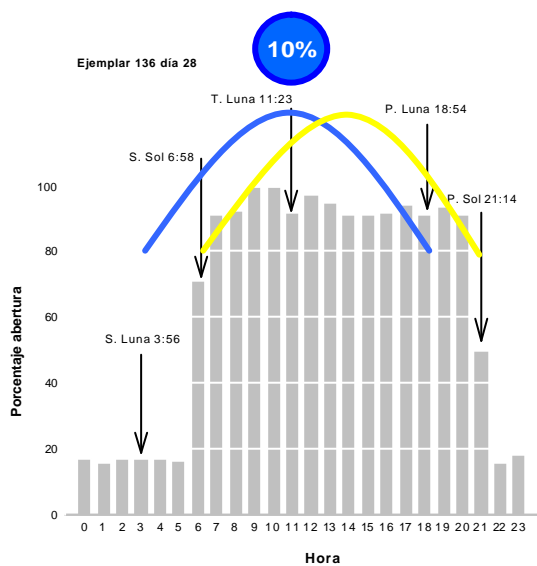
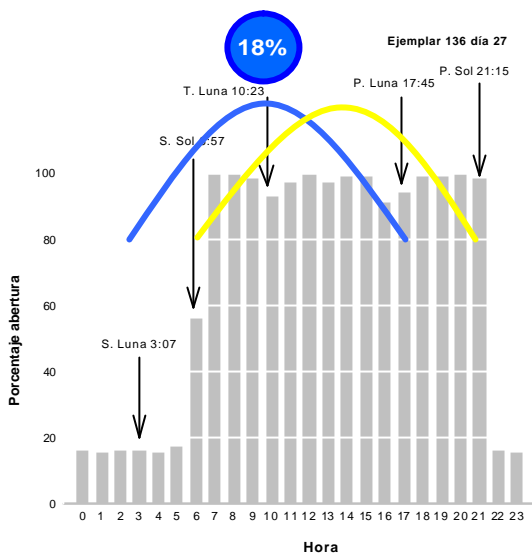
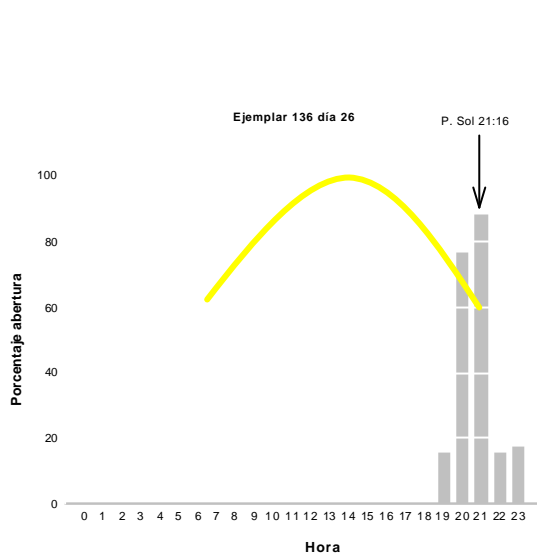
25%

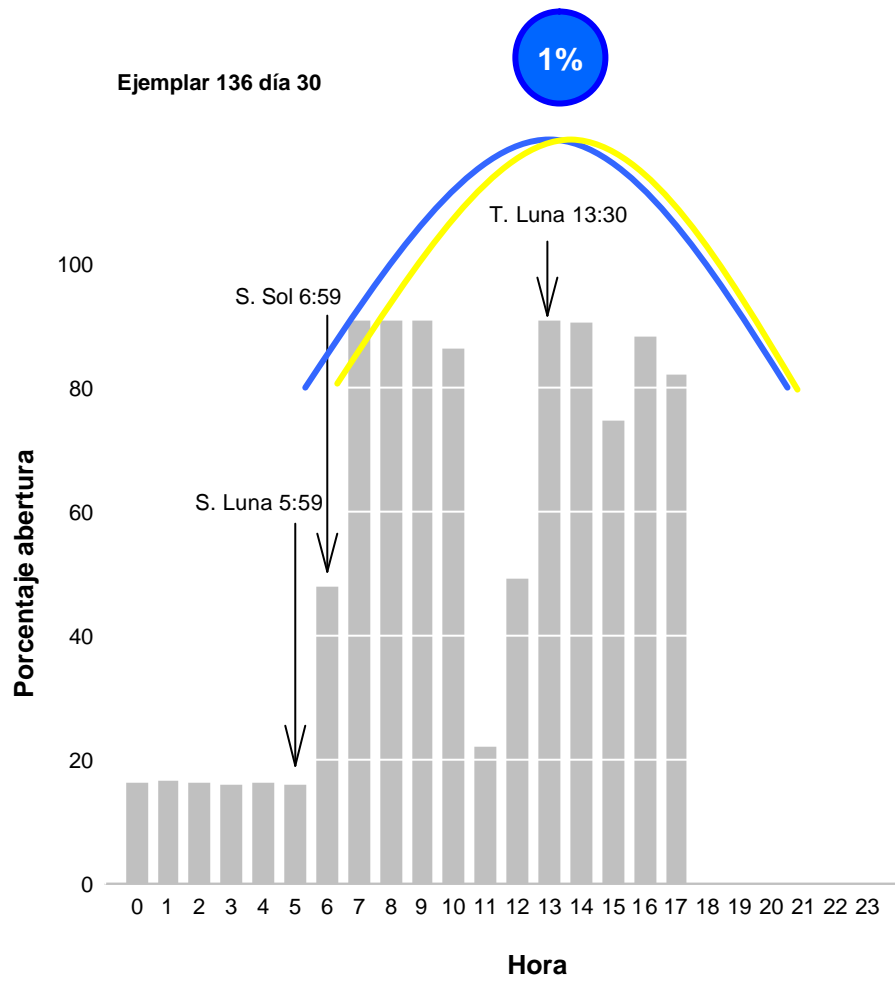


Ejemplar 14 día 5

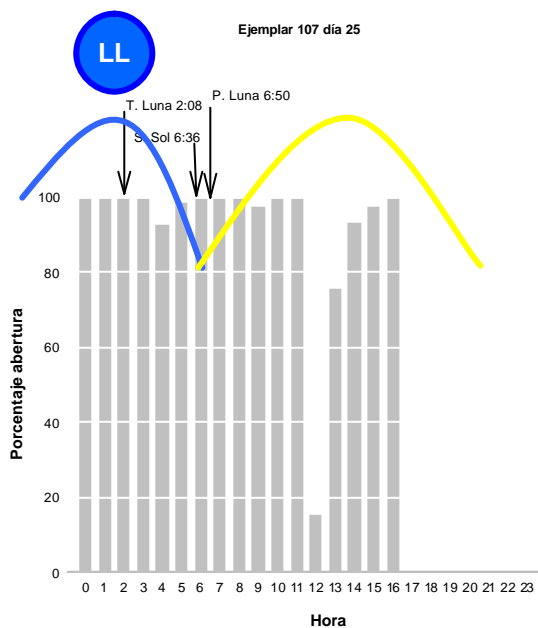
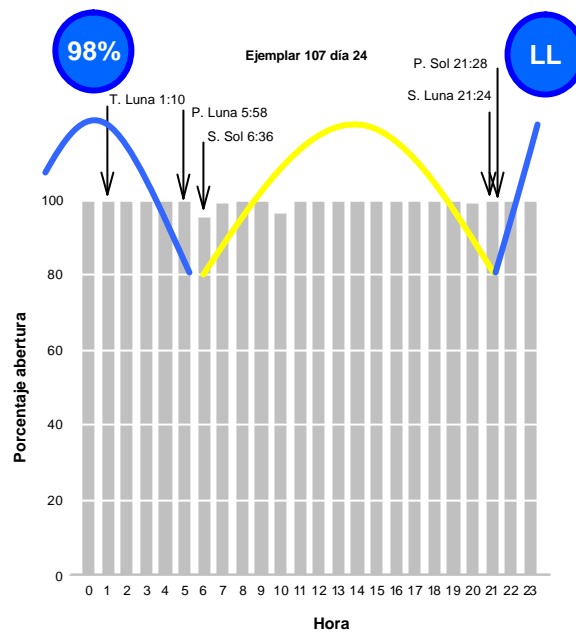
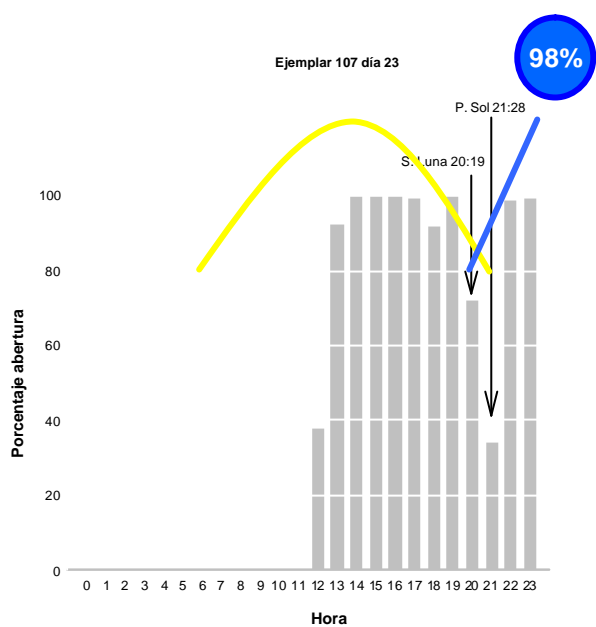


Julio 00. EJEMPLAR 136

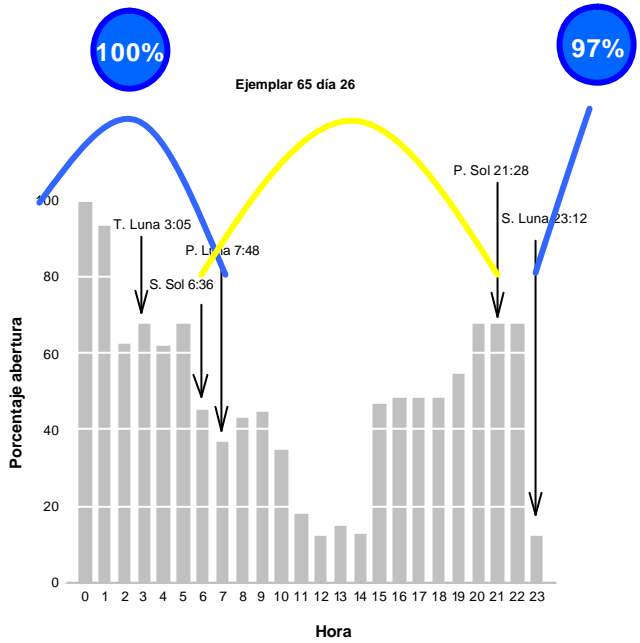
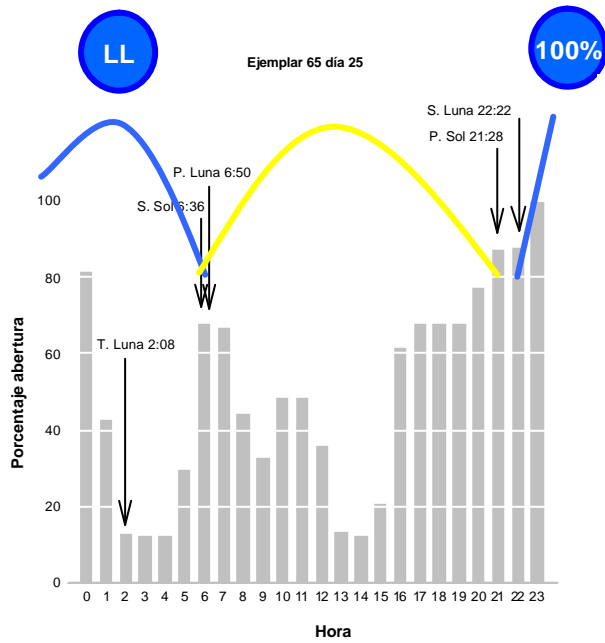
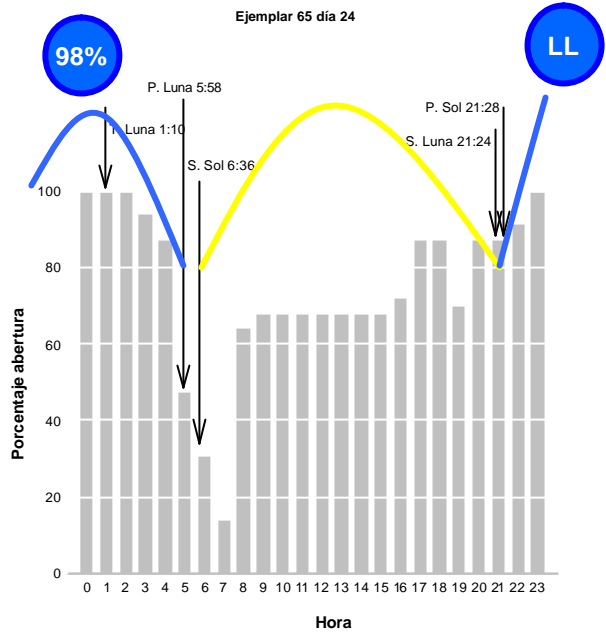
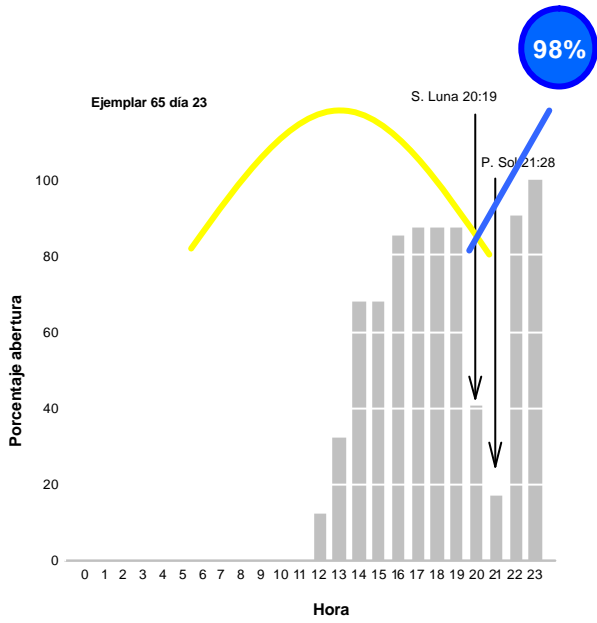


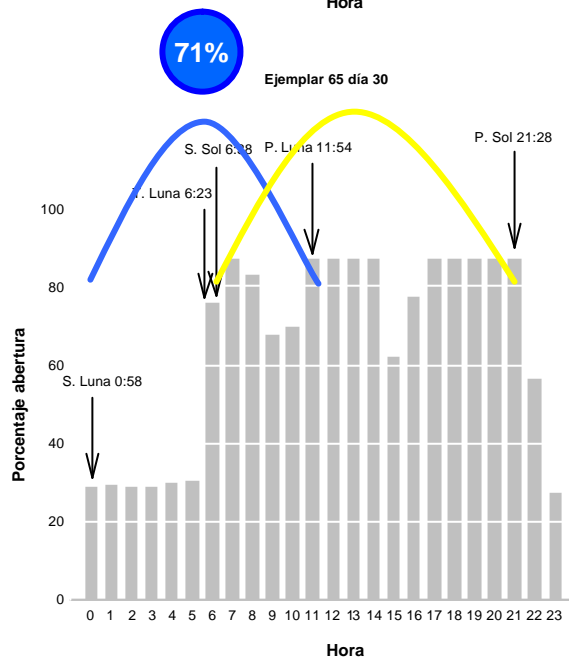
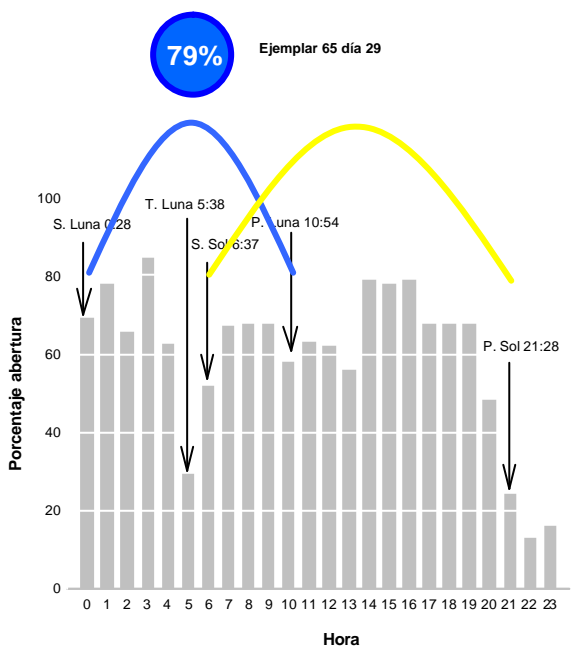
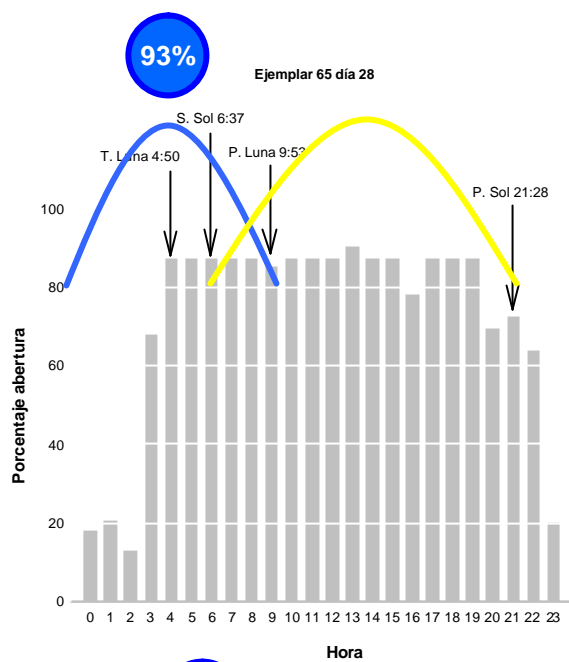
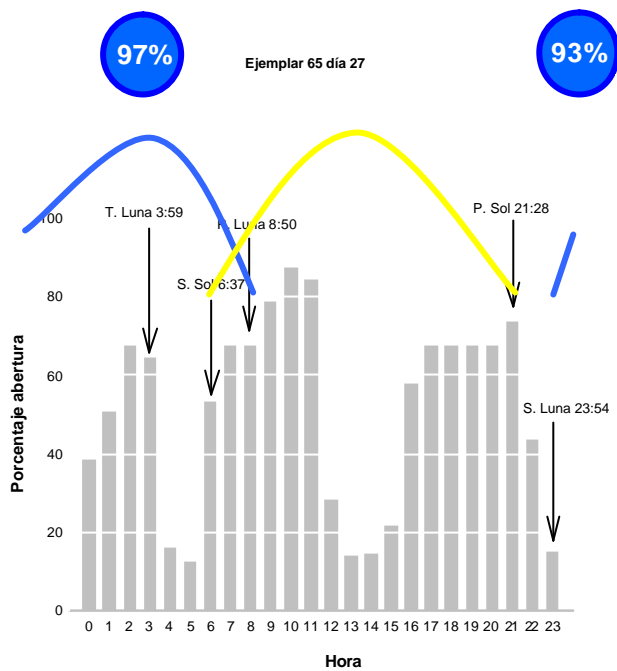


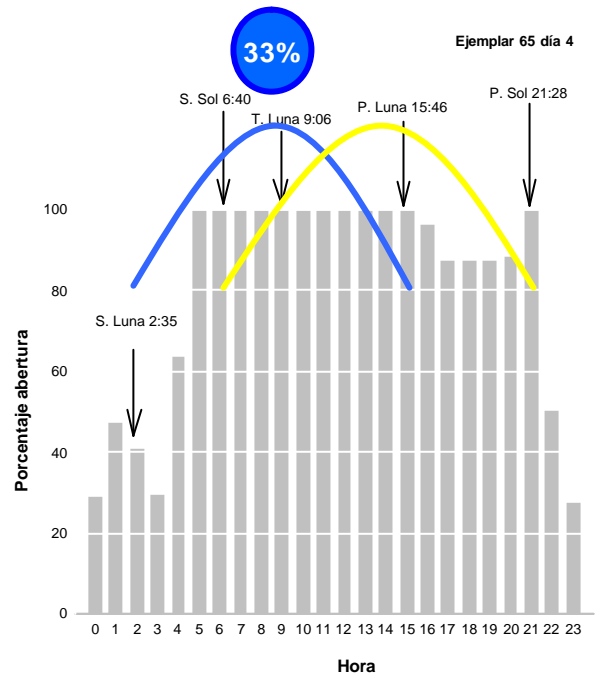
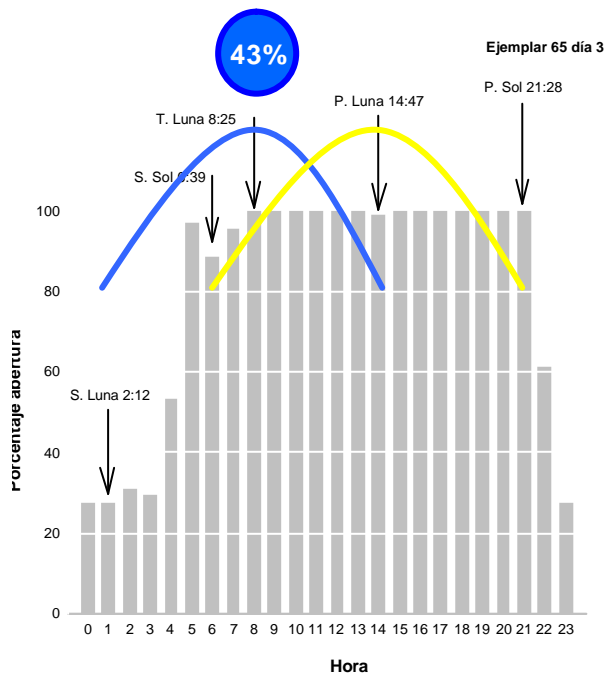
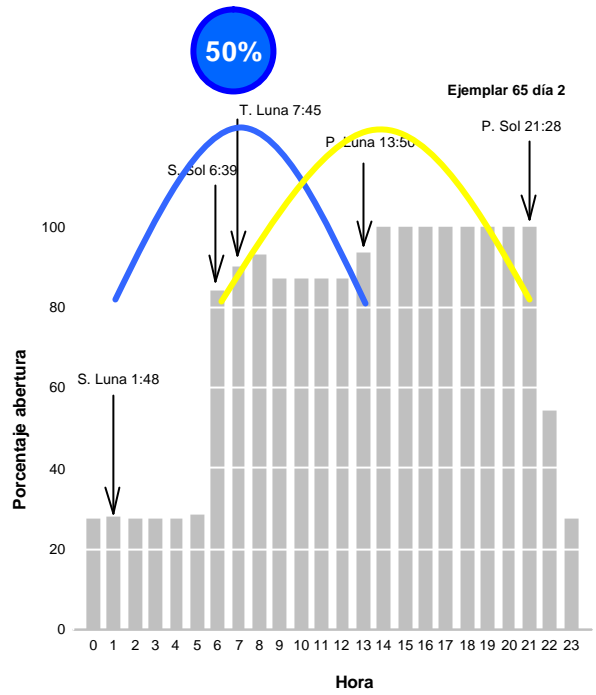
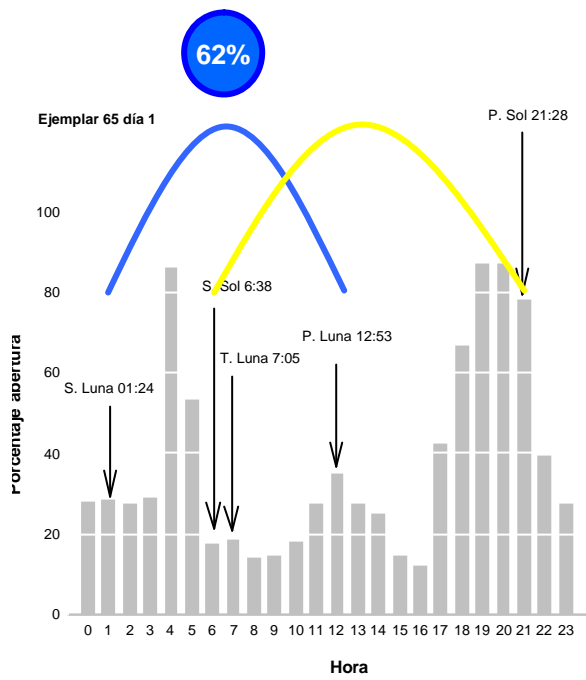
Junio 02. EJEMPLAR 107

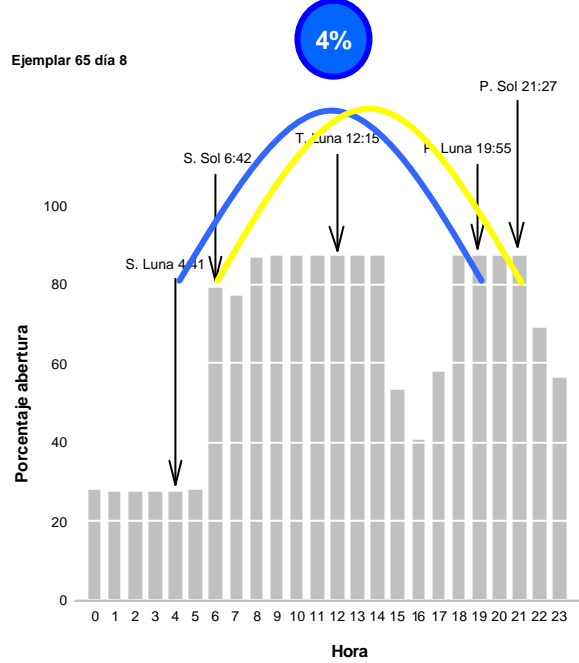
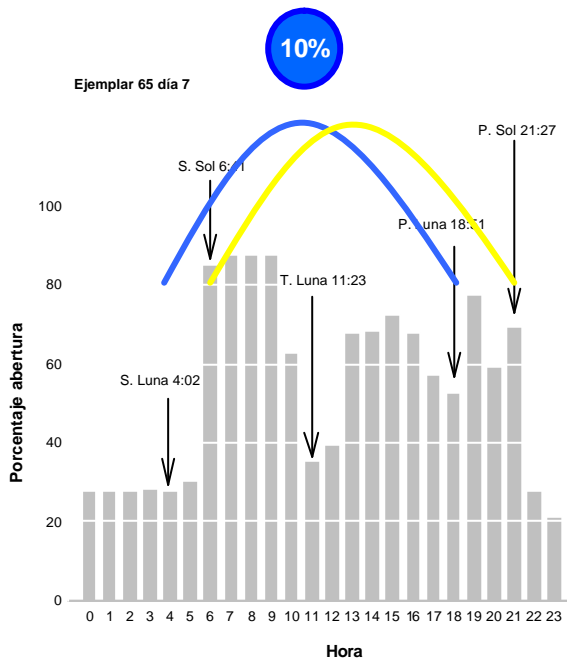
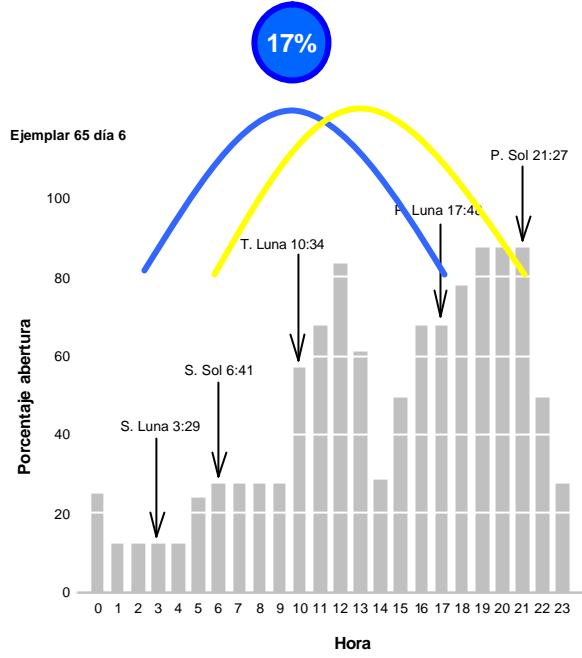
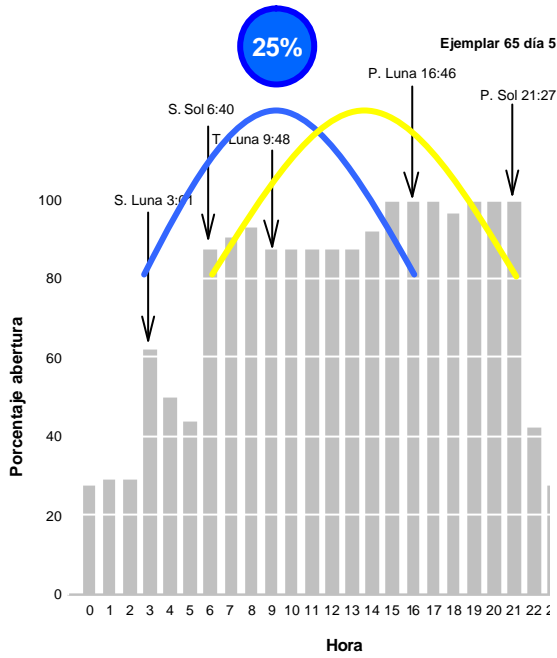


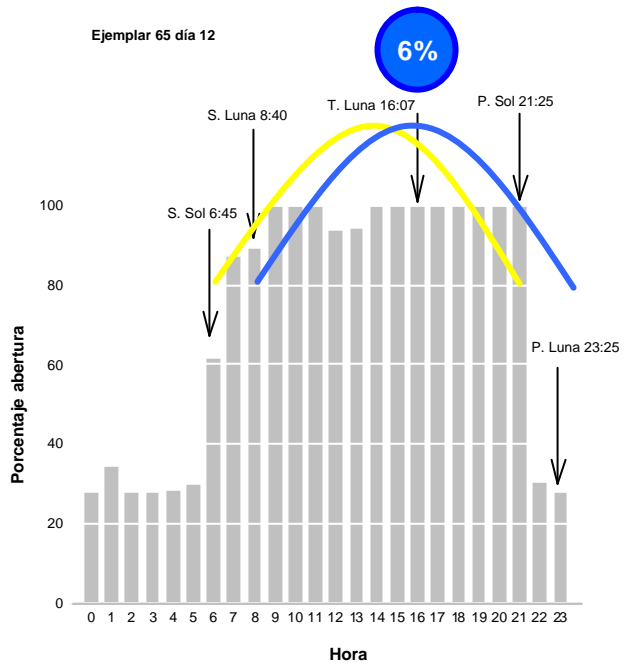
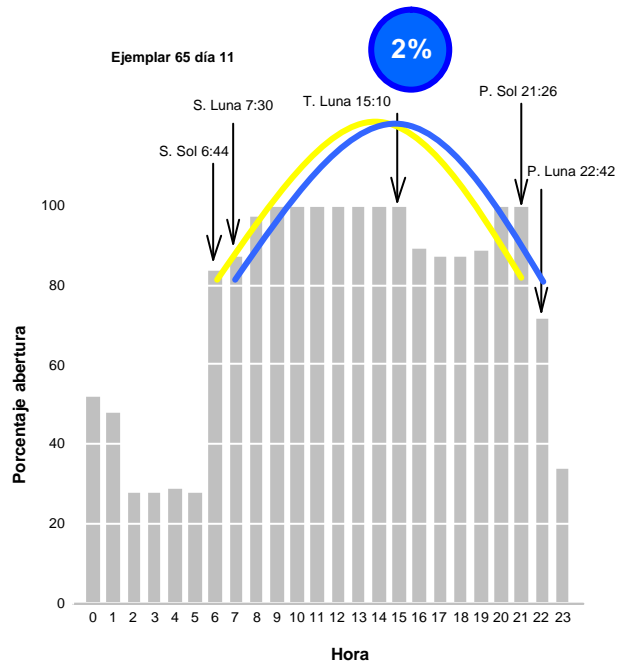
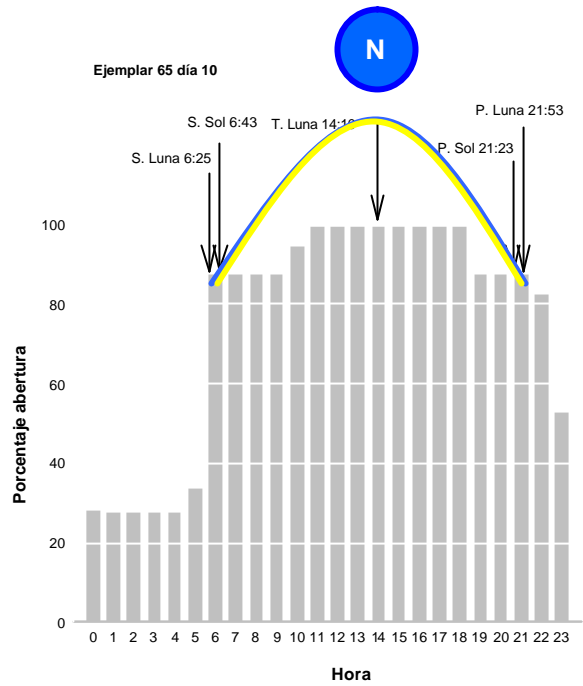
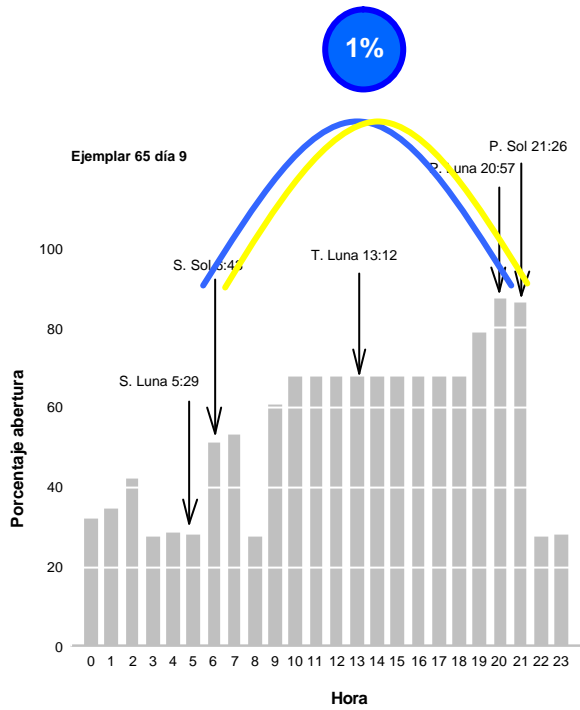
Junio-Julio 02. EJEMPLAR 65











Ejemplar 65 día 13

