

Dimorfismo sexual en *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea, Eoceno)

Sexual dimorphism in *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea, Eocene)

J.F. Carrasco

I.E.S. Enric Borràs
Museo Geológico del Seminario de Barcelona

RESUMEN: Se estudian la características sexuales secundarias en *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea, Eocene), y se proponen unas hipótesis para la presencia de gonoporos de morfología oval. También se delimitan las tres fases del crecimiento: juvenil, preadulta y adulta.

ABSTRACT: We study secondary sexual characteristics in *Coelopleurus coronalis* (Echinoidea, Eocene). It is suggested ones hypothesis for the presence of gonopores with an oval morphology. Also the three phases of the growth are delimited: juvenile, preadult and adult.

PALABRAS CLAVE: *Coelopleurus*, Echinoidea, Eoceno, dimorfismo sexual, hermafroditismo..

KEY WORLD: *Coelopleurus*, Echinoidea, Eocene, sexual dimorphism, hermaphroditism.

INTRODUCCIÓN

El Museo Geológico del Seminario de Barcelona posee una numerosa colección de *Coelopleurus coronalis*, que nos ha facilitado el estudio de las características sexuales secundarias de esta especie eocénica. Son escasos los estudios sobre dimorfismo sexual en equinoideos de especies fósiles, y en concreto de este período. En nuestro país García Talavera (1970) estudió los caracteres sexuales en cinco géneros de erizos Irregulares procedentes del Eoceno medio de Villafranca (provincia de Alicante).

Algunos trabajos sobre dimorfismo sexual correlacionan el diámetro de los poros genitales o gonoporos, casi siempre de contorno circular, con la pertenencia a un sexo, pero al encontrarnos en nuestro trabajo con numerosos ejemplares portadores de poros de contorno oval, hemos creído conveniente proponer una hipótesis que podría explicar esta forma anómala.

Los estudios de Biología de erizos de mar han sido fundamentales en las diferentes ramas de la paleontología del grupo. Hemos creído necesario exponer una síntesis histórica de los trabajos sobre dimorfismo sexual y hermafroditismo en Equinoideos (actuales y fósiles), y recopilar aquellos aspectos que tienen aplicaciones en paleontología. En esta reseña, a cada especie que citamos, le adjuntamos a continuación y entre paréntesis, el orden al cual pertenece, para intentar poner de manifiesto los taxones más estudiados.

Para ampliar el conocimiento de la sistemática de la especie *Coelopleurus coronalis* (Arbacioida), su descripción, su distribución y los aspectos paleoecológicos recomendamos el trabajo de Carrasco & al. (2001).

RESEÑA DE LOS ESTUDIOS SOBRE DIMORFISMO SEXUAL Y HERMAFRODITISMO EN EQUINOIDEOS

Hyman (1955) afirmó que los sexos no podían distinguirse claramente excepto en el caso de especies “marsupiales o incubadoras”, cuyas hembras poseían unas depresiones en el caparazón donde “incubaban” los embriones. Entre los cidaroides y espatangoideos del Antártico eran abundantes las especies con “marsupio”. Añadió que exceptuando los cidaroides, sólo el regular *Hypsiechinus coronatus* (Temnopleuroidea) poseía “marsupio”. El mismo autor afirmó que en alguna ocasión, sí que se ha podido encontrar las características sexuales secundarias en especies “no incubadoras”. Citó el caso de *Psammechinus miliaris* (Echinoidea) cuyos gonoporos estaban situados sobre una pequeña papila sexual en los machos pero no en las hembras, y también el caso de *Echinocyamus pusillus* (Clypeasteroidea) en los que machos y las hembras poseían papilas genitales de diferente tamaño. Se mencionó en este tratado que algunos autores habían encontrado diferencias sexuales en la forma de los caparazones, pero que otros habían puesto en duda estos mismos resultados.

Hyman (*op. cit.*) opinó que los equinoideos son mayoritariamente unisexuales, y que las especies hermafroditas eran raras anomalías. Este mismo autor relacionó a continuación trece trabajos publicados en la primera mitad del siglo XX, en los que se citaban hallazgos de ejemplares hermafroditas pertenecientes a diversas especies. En estos trabajos se describían gónadas masculinas o testículos, gónadas femeninas u ovarios, y gónadas mixtas u ovotestículos. De esta manera un ejemplar hermafrodita podía tener una de las siguientes combinaciones de gónadas:

- a) ovarios y testículos
- b) ovarios y ovotestículos
- c) testículos y ovotestículos
- d) ovarios, testículos y ovotestículos

Harvey (1956) recopiló y resumió los trabajos y observaciones sobre la biología de los erizos de mar, especialmente sobre *Arbacia punctulata* (Arbacioida) y otros erizos de la fauna norteamericana. Resumimos a continuación aquellos trabajos que estudian el dimorfismo sexual y el hermafroditismo:

Schmidt (1878) afirmó que su pescador podía separar *Paracentrotus lívidus* (Echinoidea) en ejemplares machos y hembras a simple vista porque los machos son más pequeños, oscuros, y más esféricos y las hembras más achatadas y de color violáceo. Pero el mismo autor reconoció que tenía dificultades para distinguir los sexos.

Camerano (1890) no halló diferencia de color en los dos sexos pero estaba de acuerdo con Schmidt (*op. cit.*) en que los machos eran más pequeños que las hembras, y éstas más achatadas. En cambio, La Cascia (1930) concluyó que no era posible distinguir los machos de las hembras por la forma o el tamaño.

Studer (1880) observó que el caparazón de la hembra era más achatada en *Cidaris membranipora* (Cidaroida), mientras que el caparazón del macho en *Hemiaster cavernosus* (Spatangoida) era el más achatado. Este mismo autor no halló diferencias sexuales en la forma de *Goniocidaris canaliculata* (Cidaroida) pero sí

las encontró en la forma de las placas genitales. Las depresiones “marsupiales” de estas placas genitales supondrían un caso de dimorfismo sexual.

Hamann (1887) observó que la papila genital en *Echinocardium mediterraneum* (Spatangoida) de la hembra era más delgada y corta que la del macho.

Cerami (1924) observó en *Arbacia lixula* (Arbacioida) que el macho era más alto y circular, y que tenía el peristoma y la linterna más grandes que los de la hembra.

La Cascia (1930) estudió las mismas características en la misma especie que Cerami (*op. cit.*) y con más ejemplares, pero no encontró diferencias entre ambos sexos.

Marx (1929) halló en *Echinocyamus pusillus* (Clypeasteroidea) que las papilas genitales eran mucho más largas que las de los machos, mientras que en *Psammechinus miliaris* (Echinoida) sólo los machos tenían papilas genitales.

Ikeda (1931) encontró, después de un meticuloso estudio biométrico, que los machos de *Temnopleurus toreumaticus* (Temnopleuroidea), eran ligeramente más altos que las hembras, pero esta conclusión fue puesta en duda por Mortensen (1943).

Motomura (1941) encontró que los pies ambulacrales de la cara oral de *Stroglyocentrorus pulcherrimus* (Echinoida) eran amarillos en la hembra y blancos en el macho.

Tyler (1944) encontró en *Lytechinus anamesus* (Echinoida) y en *Lytechinus pictus* (Echinoida) que los poros genitales de las hembras eran más grandes que los poros de los machos. Estos datos fueron confirmados más tarde por Metz (1953).

Swann (1954) halló una ligera diferencia entre los sexos de *Echinus esculentus* (Echinoida), *Paracentrotus lividus* (Echinoida), *Psammechinus microtuberculatus* (Echinoida), *Psammechinus miliaris* (Echinoida), y *Sphaerechinus granularis* (Echinoida): “Los cinco poros genitales de los machos nacen en una pequeña papila genital... y sus bordes son blancos y relucientes... En las hembras los poros genitales no nacen en papilas genitales pero están más o menos hundidos bajo el nivel de sus bordes ...Ellos son generalmente algo más pequeños que los poros de los machos y a menudo de contorno oval. Estas observaciones no se observan en *Arbacia lixula*. En esta especie los poros genitales están hundidos en hoyos circulares, pero las papilas pueden estar presentes o ausentes en ambos sexos.”

Harvey (*op.cit.*) afirmó que no se hallaba dimorfismo sexual en *Arbacia* (Arbacioida) y que sólo se podían distinguir los sexos forzando la expulsión de los gametos, para su estudio, mediante métodos químicos o físicos.

Sobre el hermafroditismo Harvey (*op. cit.*) opinó que era raro en *Arbacia* (Arbacioida) y otros erizos de mar: “...entre miles de caparazones de *Arbacia* abiertos a lo largo de 25 veranos en Woods Hole, sólo he encontrado dos casos de hermafroditismo. ... un ejemplar tenía cuatro ovarios rojos y un blanquecino testículo.” Este autor citó los

hallazgos de hermafroditismo de otros autores en *Arbacia lixula* (Arbacioida), *Dendraster excentricus* (Clypeasteroidea), *Echinocardium cordatum* (Spatangoida), *Echinus esculentus* (Echinoida), *Paracentrotus lividus* (Echinoida), *Psammechinus microtuberculatus* (Echinoida), *Sphaerechinus granularis* (Echinoida), *Stroglyocentrotus dröbachiensis* (Echinoida). En cada caso indicó las combinaciones de las diferentes gónadas que halló en cada individuo.

Tortonese (1965) opinó que el gonocorismo (separación de los sexos) era la regla en equinoideos y que el hermafroditismo era excepcional. No obstante, el autor encontró varios casos de hermafroditismo en las especies del mediterráneo en *Arbacia* (Arbacioida) y *Paracentrotus* (Echinoida). También opinó que el dimorfismo sexual era excepcional y que se manifestaba sobre todo en la mayor longitud de las papilas genitales masculinas.

Booolootian (1966) recopiló, en su tratado sobre fisiología de los equinodermos, las opiniones sobre dimorfismo sexual y hermafroditismo de un grupo de expertos que exponemos a continuación:

Delavault (1966) recogió los datos de Hyman (1955) sobre el hermafroditismo en equinoideos, y aumentó la lista de autores que encontraron más casos. También añadió el autor que el dimorfismo sexual en equinoideos se había confirmado en el estudio del tamaño y la forma del caparazón, de las papilas genitales y de los gonoporos, pero no aportó nuevos datos.

Tyler & al. (1966) citaron el trabajo de Tyler (1944) en el que se afirmaba que los gonoporos de la hembra de *Lytechinus pictus* (Echinoida) y de *Lytechinus anamesus* (Echinoida), eran bastante más grandes que los del macho, aunque esta diferencia era difícil de observar a simple vista. También afirmaba que otros autores no habían encontrado diferencias significativas en el género *Arbacia* (Arbacioida) para este carácter.

Moore (1966) opinó que cuando el alimento escasea, los animales crecerían antes que invertir energía en la producción del desarrollo de las gónadas, o bien convertirse en proterándricos (organismos hermafroditas en la que los gametos masculinos maduran en primer lugar, seguidos de los femeninos). Recogió la opinión de otros autores que afirmaban que los erizos eran hermafroditas sólo en circunstancias adversas.

Kier (1967) estudió el dimorfismo sexual en *Pentedium curator* (Clypeasteroidea, de la parte inferior del Eoceno medio de Georgia-USA). Los ejemplares que consideró hembras eran portadores de una profunda depresión adapical (“marsupio”) que afectaba al sistema apical, a los pétalos, y a los interambulacros. También las hembras se caracterizaban porque los gonoporos estaban más separados entre sí que en los ejemplares machos.

Kier (1969) realizó una síntesis de los trabajos paleontológicos sobre el dimorfismo sexual en equinoideos aportando nuevos datos. Distinguió tres tipos de dimorfismo sexual: presencia de marsupio en las hembras, mayor tamaño de los poros genitales en las hembras, y forma más alargada de las placas genitales en las hembras. Como los hallazgos de dimorfismo sexual en regulares son escasos, es de destacar la cita de

regulares cretácicos (dos Arbacioideos y un Fimosomatoideo) con marsupio, y de un Arbacioideo jurásico con dimorfismo sexual por alargamiento de las placas genitales en las hembras.

García Talavera (1970) estudió los caracteres sexuales secundarios en cinco géneros de Irregulares procedentes del Eoceno medio de Villafranca (provincia de Alicante). Concluyó que los gonoporos de las hembras eran siempre más grandes que los de los machos. En algunos géneros (*Linthia* y *Schizaster*, Spatangoida), observó además, que los poros posteriores eran relativamente más grandes que los anteriores en los individuos femeninos. En *Prenaster* (Spatangoida) no halló este dato, y en *Echinolampas* (Cassiduloida) observó el caso contrario. También observó la presencia de la forma oval de los gonoporos en algunos ejemplares del género *Echinolampas* y la asoció a individuos femeninos, aunque no justificó esta asignación sexual.

Gonor (1973) estudió poblaciones de *Strongylocentrotus purpuratus* (Echinoida) de la costa de Oregón, encontrando una *ratio* sexual anormal a favor de los machos, y una pequeña proporción de hermafroditas. Propuso que el sexo era determinado por la presencia de varios genes autosómicos, y que la manifestación del sexo debía estar influida por el ambiente.

Smith (1984) expuso las características sexuales secundarias de interés paleontológico:

- a) Los gonoporos o poros genitales en las hembras son más grandes que en los machos.
- b) En algunas especies (“marsupiales”) las hembras poseen unas depresiones en el caparazón que les permite “incubar” los óvulos fecundados.
- c) Generalmente las hembras alcanzan un tamaño mayor y son más numerosas que los machos.

Lawrence (1987) opinó que las únicas adaptaciones morfológicas relacionadas con la eyaculación o la ovulación eran las que afectaban a las papilas genitales. Las papilas son extensibles en el caparazón de *Dendraster excentricus* (Clypeasteroida) durante la eyaculación o la ovulación. Dentro de los equinodermos, en los equinoideos a veces sólo los machos tienen papilas genitales. Cuando ambos sexos tienen papilas genitales, las de los machos son más delgadas y más largas. Las papilas genitales incrementan el alcance del esperma. Los gonoporos de las hembras son más anchos que los de los machos, pero no son necesariamente un indicador del diámetro de los óvulos.

David & al. (1988) estudiaron el dimorfismo sexual en la especie cosmopolita *Echinocardium cordatum* (Spatangoida), a partir de ejemplares procedentes del Canal de la Mancha, y en los que realizaron cortes histológicos de las gónadas para determinar el sexo. Estudiaron 21 características biométricas del caparazón, y concluyeron que el dimorfismo sexual se manifestaba solamente en el diámetro de los gonoporos: las hembras tenían el diámetro del gonoporo más grande. Los autores afirmaron que llegaron a los mismos resultados que Tahara & al. (1960) en un estudio sobre el dimorfismo sexual en erizos de Japón. Según David & al. (*op. cit.*) un porcentaje relativamente elevado de individuos (12%) poseían uno o dos gonoporos anómalos en proporciones semejantes en ambos sexos (*Echinocardium cordatum* tiene 4 gonoporos). Estos gonoporos anómalos se caracterizaban por presentar un contorno bilobulado. Creemos que hubiera sido interesante que se estudiara la posibilidad de que, en el mismo individuo, estos gonoporos bilobulados se correspondieran con gónadas de

distinto sexo que las correspondientes a las gónadas con gonoporos circulares. Cabría la posibilidad de que las forma bilobuladas se correspondieran con gónadas ovotesticulares (hermafroditas), entonces se hubiese tratado de ejemplares hermafroditas con su expresión morfológica bilobulada (*vide infra*). Pero tal como estos autores determinaron el sexo en cada individuo (extraían una sola gónada de cada individuo) no era posible comprobar la hipótesis del hermafroditismo que proponemos más abajo para los gonoporos ovalados de nuestro trabajo.

Pearse & al. (1991) recopiló los trabajos sobre dimorfismo sexual extendiéndose en los casos de especies portadoras de papilas genitales. Según los trabajos recopilados por este autor la mayoría de especies de equinoideos tenían una proporción de 1:1 entre los sexos, aunque citó numerosos casos en los que dominaban o los machos o las hembras. Los casos en que se han encontrado una gran proporción de individuos hermafroditas (Moore, & al. 1963a, 1963b) en poblaciones de *Lytechinus variegatus* (Echinoida) y *Tripneustes esculentus* (Echinoida), pueden explicarse porque los juveniles soportaron unas adversas condiciones de invierno que afectó a la determinación del sexo. Muchos de los individuos hermafroditas fueron principalmente machos en el comienzo de la toma de muestras, pero en las muestras de años posteriores la proporción se decantó por los hermafroditas predominantemente hembras. Suposieron estos autores que los individuos hermafroditas fueron genéticamente hembras que expresaron su sexo con el tiempo. Citaron los autores a Boolootian (*op. cit.*) que también hallaron una proporción anormalmente alta de hermafroditas de *Strongylocentrotus purpuratus* (Echinoida) en la Bahía de Todos los Santos (Méjico) donde las temperaturas estacionales sufre grandes fluctuaciones. Sin embargo, otros autores no hallaron hermafroditas en la misma zona. Pearse & al. (*op. cit.*) recopilan 21 trabajos con hallazgos de hermafroditas. De estos trabajos se deduce que el porcentaje de hermafroditas es muy bajo (de 1% a 2%). Afirmaron los autores que las causas que provocan el hermafroditismo se desconocen ya que la explicación de las “condiciones adversas” no explicaría la baja proporción de éstos. Opinaron que podría pensarse en un sistema de determinación del sexo poligenético. En muchos casos encontraron que la autofertilización era viable, y en otros tantos que la fecundación tenía lugar en el interior de las gónadas. Sin embargo, pensaron que era dudoso un desarrollo normal para estas larvas al encontrar larvas degeneradas. Expusieron Pearse & al. (*op. cit.*) una tabla con los diferentes tipos de hermafroditismo encontrados en *Arbacia punctulata* y *Arbacia lixula* (Arbacioida), ya relacionados en el trabajo de Hyman (1955, *vide supra*).

Hamel & Himmelman (1992) observaron que en la especie actual *Echinarachnius parma* (Clypeasteroidea) la superficie oral es más cóncava en los machos que en las hembras. También hallaron que el volumen del caparazón de las hembras es mayor que el de los machos, y pensaron que esto se debía a un mayor tamaño de los ovarios que de los testículos. Opinaron los autores que las diferencias de la forma entre los machos y las hembras eran raras en equinoideos, y que *Echinarachnius parma* fue la primera especie en la que los sexos se podían separar con un alto grado de la fiabilidad (>80%) a partir de la forma.

Neraudeau (1993) halló dimorfismo sexual en especies de *Hemiaster* (Spatangoida) del Cretácico. Observó que los gonoporos de las hembras son más grandes que los de los machos, y no halló otras diferencias significativas. Sólo en ciertas poblaciones el caparazón de las hembras era mucho más grande que el de los machos. Además, estas hembras presentaron los ambulacros anteriores más grandes que los machos, pero el

autor consideró que este carácter no constituía una diferencia sexual, sino sólo una hiper morfosis, es decir, un prolongado período de crecimiento en la fase juvenil, con retraso en la aparición de la fase adulta, que implica a su vez un mayor tamaño del caparazón adulto y de sus ambulacros. Por otra parte, el autor representó en una gráfica las fases de crecimiento, y las dividió en tres: a) Fase de gonoporos cerrados o fase juvenil. Esta fase dura hasta que los individuos alcanzan 12 mm de diámetro, b) Fase de gonoporos en crecimiento. Es la fase de preadulto, en la que el caparazón crece de los 12 mm a los 20 mm, c) Fase adulta, entre los 20 mm y los 45 mm. Los gonoporos se abren del todo alcanzando pronto un diámetro máximo que se mantiene aproximadamente constante durante el resto del desarrollo. Más adelante utilizaremos estos criterios en nuestro trabajo.

Se puede concluir que aquellas características, que sirven para diferenciar los sexos, y que tienen aplicaciones en estudios paleontológicos son las siguientes:

- 1.- El diámetro de los gonoporos o poros sexuales en las hembras es mayor que el de los machos.
- 2.- En algunas especies las hembras poseen unas depresiones en el caparazón que les permite “incubar” los óvulos fecundados (“especies marsupiales”).
- 3.- Las placas genitales son más alargadas en las hembras.
- 4.- El caparazón de las hembras alcanza un tamaño mayor.
- 5.- El caparazón es más alto y circular en los machos.
- 6.- Los gonoporos están más separados entre sí en las hembras.

En nuestro trabajo sólo utilizaremos el criterio del diámetro de los gonoporos para intentar diferenciar los sexos por las razones que enunciamos a continuación:

- a) No hemos encontrado depresiones o “marsupios”.
- b) Determinar la longitud de las placas genitales es difícil en ejemplares fósiles, ya que a menudo los límites de placa son difusos.
- c) Que el caparazón de las hembras alcance un tamaño mayor y sea más alto y circular ha sido puesto en duda por varios autores (*vide supra*).
- d) Que los gonoporos estén más separados entre sí en las hembras sólo ha sido constatado en un Cypeasteroideo (Kier, 1967). En nuestra especie, que tiene una disposición de las placas apicales regular y pentagonal (fig. 1), una mayor separación supondría un mayor tamaño del sistema apical, pero este dato no ha sido observado.

Se deduce de esta reseña histórica que el orden taxonómico más estudiado de equinoideos es el Echinoidea, seguramente por su interés comercial y la facilidad de recolección. También concluimos que a medida que aumentaban los conocimientos de la biología sexual en equinoideos, aumentaban las observaciones sobre la presencia del hermafroditismo en los equinoideos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares de *Coelopleurus coronalis* han sido recolectados en el lado oeste del cementerio de Gurb de la Plana (65 km al N de Barcelona), municipio de la provincia de Barcelona. El yacimiento pertenece a la Fm. Margas de Gurb, de edad Bartonense.

Recomendamos el trabajo de Reguant & Amblàs (2000) para ampliar el conocimiento geológico de la zona

La colección del Museo Geológico del Seminario de Barcelona dispone de 1.148 ejemplares de *Coelopleurus coronalis*. Hemos seleccionado 77, pertenecientes a los registros 59451MGSB, 125MGSB y 9205MGSB, que reunían los siguientes requisitos:

- a) Con todos los gonoporos, o al menos 2 gonoporos visibles. Sólo hemos incluido 2 ejemplares con 2 gonoporos cada uno.
- b) Caparazón bien conservado o no muy deformado, para poder correlacionar el tamaño de los gonoporos con el diámetro del caparazón.
- c) Hemos trabajado principalmente con adultos. Es decir, con gonoporos plenamente desarrollados. Para distinguir las diferentes fases del desarrollo (juveniles, preadultos y adultos), hemos construido una gráfica que relaciona el diámetro del caparazón con el diámetro del gonoporo (fig. 2). Para esta gráfica hemos incluido los 20 ejemplares preadultos cuyos datos se muestran en la tabla I. En la tabla II mostramos los datos biométricos de los 77 adultos.
- d) Pertenecientes al mismo yacimiento y nivel estratigráfico: Oeste del cementerio de Gurb de la Plana; Fm. Margas de Gurb, de edad Bartonense.

Para cada individuo adulto se ha estudiado el diámetro del caparazón (w) y los diámetros de los diferentes gonoporos (g_1 , g_2 , g_3 , g_4 y g_5). Hemos calculado la media entre los valores de los diámetros de los gonoporos del mismo ejemplar (mg), y el cociente entre este valor y el diámetro de su caparazón (mg/w). Esta última variable nos indica el tamaño relativo de los gonoporos con respecto al caparazón (véase tabla II). Cuando el poro era oval, hemos dejado indicado, en la casilla correspondiente, la longitud el eje mayor del óvalo y la longitud del eje menor, separados por el signo $\langle \rangle$ (Tabla II). Para calcular el tamaño medio de los gonoporos de un ejemplar, en el caso de poros ovales, hemos calculado previamente para cada poro oval, la media entre la longitud del eje mayor y la del eje menor. Esta media la consideraremos como el valor indicativo del tamaño del poro oval para los cálculos estadísticos.

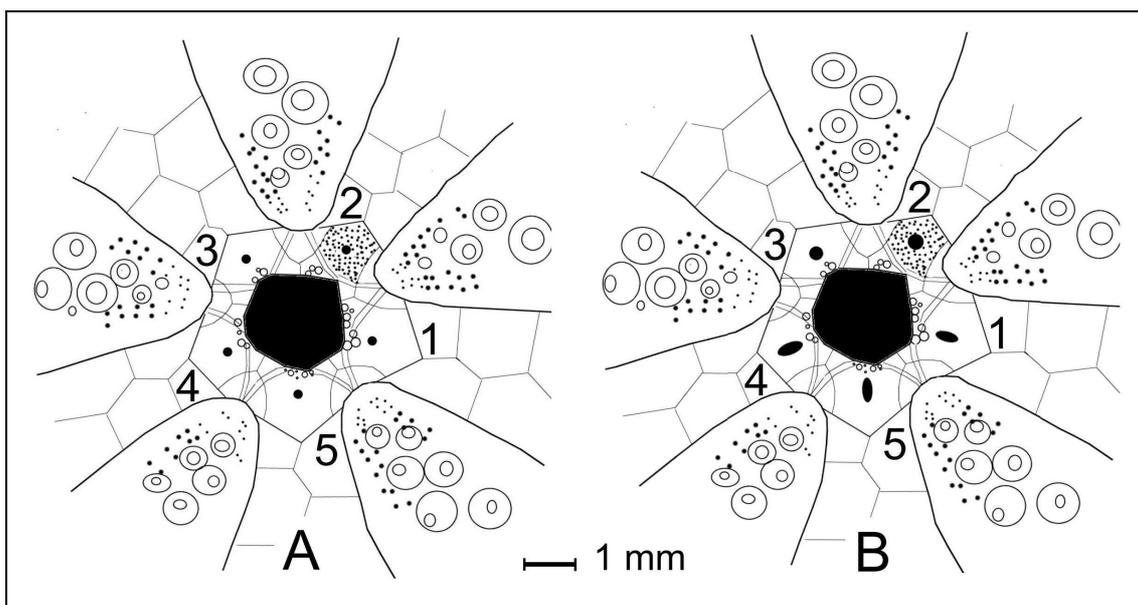


Fig. 1.-Esquemas de los sistemas apicales de *Coelopleurus coronalis* pertenecientes a ejemplares de aproximadamente el mismo tamaño y con diferentes tipos de gonoporos. El ejemplar A sería masculino y el B hermafrodita, según la hipótesis hermafroditica que argumentamos en este trabajo. Los números indican las placas genitales donde se encuentran los gonoporos. Ejemplares orientados según el plano de Lovén. En la tabla II, estos números se corresponden con las variables g1, g2, g3, g4 y g5. El gonoporo g2 se ubica dentro de la placa madreporica. La figura A muestra un ejemplar con gonoporos circulares y relativamente pequeños, y la figura B otro con grandes gonoporos circulares y otros gonoporos ovales. Esquemas realizados con cámara clara.

Fig 1. - Schemes of the apicals systems of *Coelopleurus coronalis* belong to specimens of approximately the same size and with different types of gonopores. The specimen A would be masculine and the B hermafroditic, according to hypothesis that we argue in this work. The numbers indicate the genital plates where the gonopores are located. The apicals system are oriented according to the plane of Lovén. In table II, these numbers correspond with the variables g1, g2, g3, g4 and g5. Gonopore g2 is located within the madreporite plate. The figure A shows a apical system with circular and relatively small gonopores, and figure B shows one with great circular gonopores and oval gonopores. Schematic drawings made with clear camera.

La medición de la altura del caparazón es difícil en muchos ejemplares, ya que abundan los caparazones deformados en el eje dorso-ventral. También la acumulación de ganga en la zona peristomial y adapical dificulta su medición. Por estas razones, la altura original es más difícil de reconstruir que el diámetro original, pues una deformación lateral, la que afecta al diámetro del caparazón, puede reconstruirse, con bastante fiabilidad, calculando la media del diámetro mayor y del diámetro menor del ejemplar deformado. Las dificultades para medir la altura nos han impedido correlacionar el tamaño de los gonoporos con la forma del caparazón, que puede ser más o menos alta o aplanada (cociente entre la altura y el diámetro). No obstante, la relación entre la forma del individuo y su sexo ha sido puesta en duda en varios trabajos (*vide supra*). Para la medición de los gonoporos hemos empleado una lupa binocular con ocular micrométrico. Las medidas se han expresado en mm.

RESULTADOS

Hemos encontrado dos tipos de gonoporos, como puede verse en la fig.1: circulares y ovales. Los poros ovales siempre se hallan orientados con el eje mayor coincidiendo con un plano radial (fig. 1B). Ya que la forma y la función de los gonoporos ovales no ha sido estudiada (*vide supra*), hemos creído conveniente delimitar las fases del crecimiento utilizando sólo los datos de los ejemplares con gonoporos circulares. Creemos que esta forma de delimitar las fases del desarrollo, excluyendo los individuos con gonoporos ovales, no ha de influir en los resultados, ya que los individuos que poseen sólo gonoporos circulares se han hallado en todos los intervalos de edades.

w	g
8,000	0,000
10,000	0,100
12,100	0,000
12,500	0,050
13,300	0,150
13,300	0,100
13,800	0,200
14,000	0,075
14,400	0,200
15,200	0,150

15,400	0,100
15,600	0,100
16,000	0,150
16,000	0,200
16,300	0,125
16,300	0,200
16,500	0,150
17,000	0,150
17,200	0,150
18,800	0,250

Tabla I.- Diámetro de los caparazones (w) y de los gonoporos (g) en 20 ejemplares preadultos

Table I. - Diameter of the tests (w) and of the gonopores (g) in 20 preadult specimens.

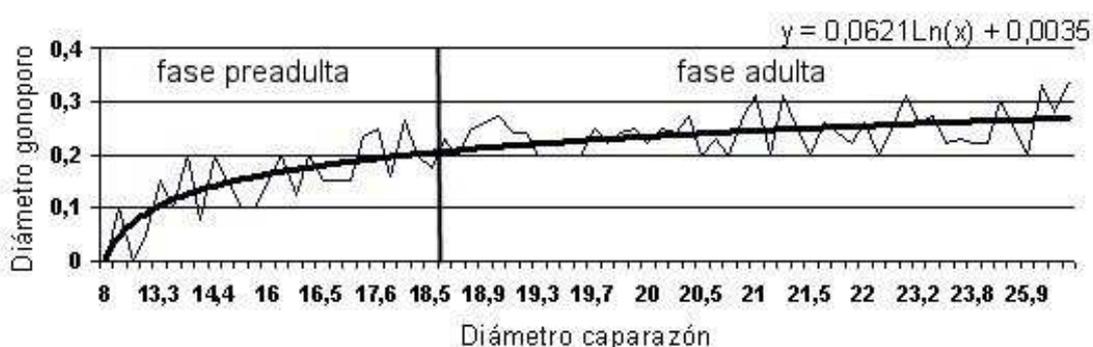


Fig.2 - Gráfica del desarrollo de los gonoporos (eje Y) en relación al crecimiento del caparazón (eje X). Esta gráfica nos ayuda a delimitar las distintas fases del desarrollo (léase texto). Se adjunta la ecuación de la curva exponencial que más se ajusta a la tendencia en la distribución de los datos. El perfil “en sierra” de la gráfica es un reflejo del grado de dispersión de la variable “diámetro de los gonoporos”.

Fig.2 - Graphical of the development of the gonopores (Y-axis) in relation to the growth of the test (X - axis). This graph helps us to delimit the different phases of the development (let read the text). The equation of the exponential curve is enclosed, this equation is adjusted to the tendency in the distribution of the data. The profile “in saw” of the graph is related with the degree of dispersion of the variable “diameter of the gonopores”.

En la figura 2 mostramos el desarrollo de los gonoporos (eje Y) con respecto al tamaño de los caparazones (eje X). Para la realización de esta gráfica hemos tenido presente los datos de 20 ejemplares preadultos sin poros ovales (tabla I), y todos los adultos también sin poros ovales (tabla II) por las razones que hemos argumentado. En la gráfica se puede diferenciar tres fases, siguiendo los criterios de Neraudeau (1993):

- Fase de gonoporos cerrados o fase juvenil. Esta fase dura en *Coelopleurus coronalis* hasta que alcanza los 10 mm. Para ampliar el conocimiento de esta fase véase Carrasco (2001).
- Fase de gonoporos en crecimiento. Es la fase de preadulto, en la que el caparazón crece rápidamente de los 10 a los 18,50 mm.
- Fase adulta, de los 18,50 mm en adelante. Los gonoporos se abren del todo alcanzando pronto un diámetro máximo que se mantiene constante durante el resto del desarrollo entre los 0,2 y los 0,3 mm (fig. 2).

Una vez delimitadas las distintas fases, utilizaremos los datos que nos proporcionan los ejemplares de la fase adulta (tabla II), para tratar de establecer una hipótesis sobre el posible dimorfismo sexual en *Coelopleurus coronalis*.

La adscripción a un sexo según el tipo de gonoporo (circulares u ovals) y según su tamaño es uno de los objetivos que nos planteamos en este trabajo, pero ante la incertidumbre sobre el tipo de gonoporos que faltan en los ejemplares con sistema apical incompleto, hemos creído conveniente realizar los cálculos sólo con ejemplares con sistema apical completo (38 ejemplares).

n	w	g1	g2	g3	g4	g5	mg	mg/w
1	18,60	0,25	0,25	0,25	0,20	0,20	0,230	0,0124
2	18,80	0,20	0,20	0,20	-	0,20	0,200	0,0106
3	18,85	0,30	-	0,25	0,25	0,25	0,262	0,0138
4	18,85	0,25	0,25	0,30	0,30	0,25	0,270	0,0143
5	19,20	0,20	0,25	0,20	0,25	0,30	0,240	0,0125
6	19,20	0,25	0,20	0,25	0,20	0,30	0,240	0,0125
7	19,30	-	0,20	0,15	0,25	0,20	0,200	0,0104
8	19,30	0,40<>0,30	0,40<>0,35	0,45<>0,40	0,40<>0,30	0,40	0,380	0,0198
9	19,30	0,30<>0,20	0,30<>0,25	0,20	0,30<>0,25	0,30<>0,25	0,255	0,0134
10	19,40	0,20	-	0,20	0,20	0,20	0,200	0,0103
11	19,40	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,200	0,0103
12	19,40	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,200	0,0103
13	19,72	-	0,25	0,25	0,25	-	0,250	0,0127
14	19,75	0,25	0,20	0,20	0,20	0,25	0,220	0,0111
15	19,80	0,25	0,30	0,20	0,20	0,25	0,240	0,0121
16	19,80	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,250	0,0126
17	20,00	0,25	0,20	0,20	-	0,25	0,220	0,0110
18	20,00	0,30<>0,15	-	0,35<>0,25	0,30<>0,25	0,25<>0,15	0,250	0,0125
19	20,00	0,35<>0,20	0,40<>0,25	0,35<>0,25	0,35<>0,30	-	0,306	0,0155
20	20,15	0,25	0,25	0,25	-	0,25	0,250	0,0124
21	20,15	0,25	0,20	0,25	0,25	0,25	0,240	0,0119
22	20,30	0,25	0,25	0,25	0,30	0,30	0,270	0,0133
23	20,30	-	0,25<>0,15	0,15<>0,0,50	0,20<>0,0,50	0,20<>0,0,50	0,156	0,0077
24	20,40	0,30<>0,15	0,35<>0,25	0,35<>0,25	0,30<>0,20	0,30<>0,25	0,270	0,0133
25	20,50	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,200	0,0098
26	20,60	0,25	0,20	-	0,25	0,25	0,230	0,0112
27	20,60	-	0,20	0,20	0,20	-	0,200	0,0097
28	20,70	0,30<>0,25	0,30<>0,25	0,35<>0,20	0,35<>0,15	0,35<>0,20	0,270	0,0132
29	20,90	0,30<>0,20	0,30<>0,20	0,40<>0,20	0,40<>0,25	0,30<>0,25	0,280	0,0135
30	21,00	0,30	0,25	0,25	0,30	0,25	0,270	0,0129
31	21,00	0,30	0,30	0,30	0,30	0,35	0,310	0,0148
32	21,00	0,40<>0,25	0,40<>0,25	0,35<>0,25	0,40<>0,35	0,35<>0,30	0,330	0,0159
33	21,10	0,20	0,20	0,20	0,20	-	0,200	0,0095
34	21,30	0,30<>0,20	0,35<>0,25	0,35<>0,25	0,30	0,35<>0,20	0,285	0,0137
35	21,40	-	0,30	0,30	-	0,35	0,310	0,0145
36	21,45	0,35	-	0,35<>0,25	0,35<>0,25	0,30<>0,25	0,306	0,0140
37	21,50	0,25	0,25	0,25	.	0,25	0,250	0,0116

38	21,50	-	-	0,20	0,20	0,20	0,200	0,0093
39	21,50	-	0,40<>0,25	0,30<>0,20	0,40<>0,15	-	0,283	0,0133
40	21,60	0,35<>0,25	0,30	0,40<>0,30	0,35	0,35	0,330	0,0153
41	21,65	0,25	0,25	0,30	0,25	0,25	0,260	0,0120
42	21,80	0,20	0,25	0,25	0,25	0,25	0,240	0,0110
43	21,80	0,25	0,20	-	0,25	0,20	0,220	0,0101
44	22,00	0,25	-	0,25	0,25	0,30	0,260	0,0118
45	22,10	-	0,35<>0,25	0,25	0,30<>0,25	0,30<>0,50	0,256	0,0116
46	22,40	0,35<>0,25	0,20	0,25	0,35<>0,20	0,30<>0,20	0,255	0,0114
47	22,40	0,45<>0,30	-	0,40<>0,30	0,45<>0,30	-	0,366	0,0163
48	22,50	0,35<>0,25	-	0,30<>0,25	0,35<>0,30	0,30<>0,25	0,293	0,0132
49	22,55	0,40<>0,25	0,40<>0,25	0,40<>0,25	0,40<>0,25	-	0,325	0,0146
50	22,70	-	-	-	0,20	0,20	0,200	0,0088
51	22,72	0,25	0,25	0,25	0,25	0,25	0,250	0,0110
52	22,90	0,30	0,30	0,30	0,35	0,30	0,310	0,0135
53	22,90	-	-	0,40<>0,30	0,50<>0,25	0,60<>0,35	0,400	0,0135
54	23,20	0,25	0,25	0,25	0,30	0,25	0,260	0,0112
55	23,45	0,25	0,30	0,30	0,25	0,25	0,270	0,0115
56	23,45	0,25	0,20	0,20	0,20	0,25	0,220	0,0094
57	23,45	0,45<>0,35	0,35	0,35<>0,25	-	0,40<>0,25	0,343	0,0147
58	23,50	0,40<>0,35	0,45<>0,25	0,40<>0,25	0,35<>0,25	0,50<>0,25	0,345	0,0144
59	23,60	-	0,25	0,20	0,25	0,25	0,230	0,0097
60	23,60	0,45<>0,30	0,30	-	0,45<>0,30	0,40<>0,35	0,356	0,0151
61	23,75	-	0,35	0,40<>0,25	0,40<>0,25	-	0,333	0,0139
62	23,80	0,25	0,20	0,20	0,20	0,25	0,220	0,0092
63	23,80	0,40<>0,25	0,35<>0,30	0,35	-	-	0,333	0,0141
64	23,87	0,45<>0,35	0,45<>0,40	0,40<>0,35	0,45<>0,35	0,40<>0,35	0,395	0,0158
65	24,25	0,25	-	0,20	0,20	0,25	0,220	0,0091
66	24,35	0,35<>0,25	0,45<>0,35	-	-	-	0,350	0,0144
67	24,95	-	0,30	0,30	0,30	-	0,300	0,0120
68	25,05	0,25	0,25	-	0,25	0,25	0,250	0,0100
69	25,15	0,50<>0,30	-	-	0,55<>0,35	0,45<>0,40	0,425	0,0163
70	25,20	0,30<>0,25	0,30	0,35<>0,25	0,35<>0,25	0,30<>0,25	0,290	0,0121
71	25,50	0,40<>0,30	0,35<>0,30	0,35	0,40	0,40<>0,30	0,355	0,0138
72	25,85	-	0,20	0,20	0,20	-	0,200	0,0077
73	26,15	-	-	0,30	0,35	0,35	0,330	0,0126
74	27,50	0,40<>0,25	-	-	-	0,40<>0,25	0,325	0,0120
75	28,90	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,280	0,0097
76	29,80	0,35	0,30	0,35	0,40	0,30	0,340	0,0114
77	32,20	0,60<>0,40	0,30	0,55<>0,40	0,50<>0,40	0,40	0,425	0,0132

Tabla II.– Datos biométricos de los ejemplares adultos ordenados de menor a mayor diámetro del caparazón (w); **n**: número del ejemplar; **w**: diámetro del caparazón; las columnas con nombradas con las variables **g1**, **g2**, **g3**, **g4** y **g5** indican la posición del gonoporo en las distintas placas genitales según el plano de Lovén (fig. 1); **mg**: media del diámetro de los gonoporos de cada ejemplar; **mg/w**: cociente entre el diámetro medio del poro de cada individuo y el diámetro del caparazón. Los signos < > en una casilla indica que el poro es oval. A la izquierda de este signo se indica la longitud del eje mayor del óvalo, y a la derecha la longitud del eje menor. La ausencia de este signo en una casilla con un dato indica que el poro es circular, y si en la casilla no hay datos es que se trata de una placa genital que no conserva el gonoporo. Para hallar la mg en los poros ovales, se ha calculado la media entre el eje mayor y el menor.

Table II.- Biometry of the adult specimens ordered of minor to greater diameter of the test (w); n : number of the individual; w : diameter of the test; the variables **g1**, **g2**, **g3**, **g4** and **g5** indicate the position of gonopore in the different genital plates according to the plane of Lovén (fig. 1); **mg**: average of the diameter of the gonopores of each specimen; **mg/w**: quotient with the average diameter of the pore of each specimen and the diameter of the test. The symbols $\langle \rangle$ indicate that the pore is oval. To the left of this symbol is the length of the greater axis of the oval, and to the right the length of the smaller axis. The absence of this symbol indicates that the pore is round. In order to find mg in oval pores, the average between the greater axis and the minor has calculated.

CONCLUSIONES

De la tabla II se deduce que existen tres tipos de individuos según la forma de sus gonoporos:

- a) los portadores de gonoporos circulares (fig. 1A)
- b) los portadores de gonoporos ovales.
- c) los portadores de gonoporos circulares y ovales (fig. 1B).

La mayoría de investigadores han hallado un dimorfismo sexual consistente en que las hembras tienen los gonoporos circulares más grandes que los machos, y como las pocas citas sobre gonoporos ovales no son concluyentes (*vide supra*), hemos creído conveniente comparar el tamaño de los gonoporos circulares de los siguientes subgrupos de datos: los ejemplares con sólo gonoporos circulares (24 ejemplares, fig. 1A) y los ejemplares que poseen gonoporos circulares y ovales (14 ejemplares, fig. 1B). Hemos obtenido los siguientes resultados:

- a) La media del valor absoluto (mg) de los poros circulares en la población con sólo este tipo de poros es de: 0,251 mm.
- b) La media del valor absoluto (mg) de los poros circulares en la población con poros circulares y ovales es de: 0,314 mm.
- c) La media del valor relativo (mg/w) de los poros circulares en la población con sólo este tipo de poros es de 0,011 mm.
- d) La media del valor relativo (mg/w) de los poros circulares en la población con poros circulares y ovales es de: 0,018 mm

En conclusión el valor medio (absoluto y relativo) del diámetro de los poros circulares de aquellas poblaciones con poros mixtos (circulares y ovales, fig. 1B) es superior a la media de los valores de los gonoporos circulares de la población con sólo este tipo de gonoporo (fig. 1A). Como la mayoría de las investigaciones han hallado dimorfismo sexual en el tamaño relativo de los poros circulares, y concluyen que las hembras tienen gonoporos más grandes que los machos, nosotros concluimos que la presencia de gonoporos ovales es un carácter asociado al carácter “gonoporo circular relativamente grande”, y por consiguiente los portadores de gonoporos ovales pertenecerían al género femenino.

Si se representa en una gráfica de frecuencias (fig. 3) la variable tamaño relativo de los gonoporos (mg/w) sólo de los individuos con gonoporos circulares (fig. 1A), obtenemos una curva normal con unos valores modales entre las letras C y D (0,010 y 0,012).

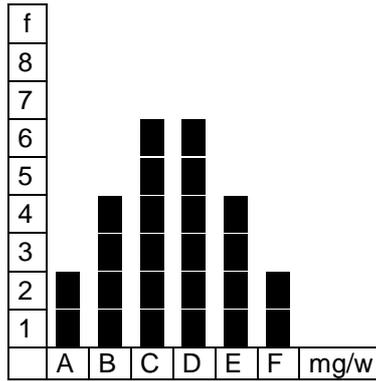


Fig. 3.- Gráfica con la distribución de frecuencias de los diámetros relativos (mg/w) de los gonoporos circulares en los ejemplares con sólo gonoporos del tipo circular. Las letras en el eje X representan intervalos constantes, y són: A: 0,000-0,09; B: 0,09-0,010; C: 0,010-0,011; D: 0,011-0,012, E: 0,012-0,013; F: 0,013-0,014.

Fig 3. - Graphical with the frequency of the relative diameters (mg/w) of the circular gonopores in the individuals with gonopores of the circular type. The letters in X-axis represent constant intervals. A: 0,000-0,09; B: 0,09-0,010; C: 0,010-0,011; D: 0,011-0,012, E: 0,012-0,013; F: 0,013-0,014.

En cambio, si se representa en una misma gráfica (fig. 4) las frecuencias del tamaño relativo (mg/w) de los poros circulares de los ejemplares completos de ambos tipos de poblaciones (ejemplares con gonoporos sólo del tipo circular y ejemplares con gonoporos de los tipos, fig. 1A y 1B), podemos observar una tendencia a una distribución bimodal. Este curva bimodal se muestra incompleta seguramente debido a los escasos ejemplares con morfología mixta (con poros ovales y circulares) que hemos podido estudiar.

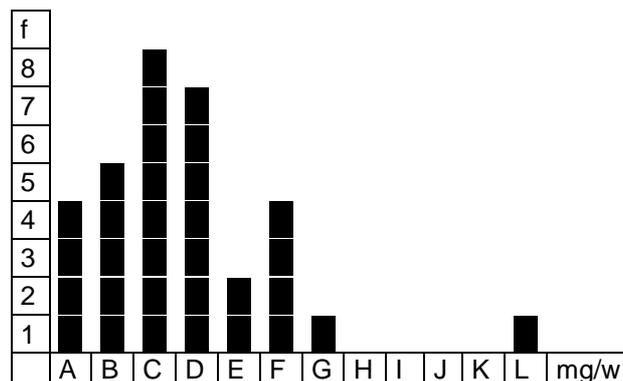


Fig. 4.- Gráfica con la distribución de frecuencias de los diámetros relativos (mg/w) de los gonoporos circulares en los ejemplares con sólo gonoporos del tipo circular y en los ejemplares mixtos (con gonoporos ovales y circulares). Las letras en el eje X representan intervalos constantes, y són: A: 0,000-0,09; B: 0,09-0,010; C: 0,010-0,011; D: 0,011-0,012, E: 0,012-0,013; F: 0,013-0,014; G: 0,014-0,015; H: 0,015-0,016; I:0,016-0,017; J: 0,017-0,18; K: 0,018-0,19; L:0,019-0,20.

Fig 4. - Graphical with the frequency of the relative diameters (mg/w) of the circular gonopores in the specimens with gonopores of the circular type and in the mixed specimens (with oval and circular gonopores). The letters in X-axis represent constant intervals. A: 0,000-0,09; B: 0,09-0,010; C: 0,010-

0,011; D: 0,011-0,012, E: 0,012-0,013; F: 0,013-0,014; G: 0,014-0,015; H: 0,015-0,016; I: 0,016-0,017; J: 0,017-0,18; K: 0,018-0,19; L: 0,019-0,20.

Según la fig. 4 la máxima frecuencia en C representaría la moda de los ejemplares masculinos, es decir que el intervalo de valores más repetido de los diámetros relativos (mg/w) se sitúa entre 0,010 y 0,011. En cambio, la moda de los ejemplares femeninos pertenecerían al intervalo de la letra F, entre 0,013-0,014.

En la práctica resulta difícil distinguir un individuo masculino de otro femenino si pertenece al intervalo E (fig.4), y si sólo posee gonoporos circulares, ya que las dos curvas que forman la distribución bimodal, se solapan en un intervalo correspondiente a la letra E (0,012-0,013). No obstante, como la presencia de poros ovales va asociada a presencia de poros circulares grandes (femeninos), consideramos que el carácter oval en alguna placa genital implicaría la pertenencia del ejemplar al género femenino. No obstante, aún nos queda pendiente proponer una teoría que explique la forma anómala de los gonoporos ovales.

Hipótesis hermafrodita para la forma oval de los gonoporos

Proponemos la hipótesis hermafrodita para intentar explicar esta forma anómala de los gonoporos. Es decir, a un gonoporo oval le correspondería una glándula hermafrodita por las razones que argumentamos a continuación.

Recordaremos el trabajo de David & *al.*, (*op. cit.*) que también encontraron una forma anómala, pero bilobulada (con el contorno del gonoporo en 8), en un porcentaje relativamente elevado de individuos, aunque estos autores no estudiaron si había correspondencia entre esta forma anómala con el sexo de la gónada correspondiente (*vide supra*). En nuestro estudio también hemos encontrado un ejemplar con un poro bilobulado (con el eje de simetría orientado con el plano radial del erizo), y además dos ejemplares con dos poros en un mismo plano radial, en una misma placa y algo separados. Estas anomalías hacen pensar en la posibilidad de que el proceso de formación de un gonoporo oval conste, en primer lugar, de la formación simultánea de dos poros, con sus respectivos gonoductos, que al crecer juntos acabarían soldándose, generando un gonoporo bilobulado que, a continuación o simultáneamente, podría sufrir una reabsorción parcial del contorno del poro para acabar de modelarlo con forma oval. Este proceso podría empezar en la fase juvenil y acabar durante la fase preadulta. La glándula hermafrodita funcionaría primero como masculina, y posteriormente (fase adulta) como glándula femenina. Es decir, al gonoporo oval le correspondería una glándula hermafrodita de tipo proterándrico.

Moore (1966) sugiere que cuando los juveniles soportan unas adversas condiciones de invierno éstas afectan a la determinación del sexo y entonces muchos individuos se convierten en proterándricos (organismos hermafroditas en la que los gametos masculinos maduran en primer lugar, seguidos de los femeninos). Boolootian (1966) llega a conclusiones semejantes al hallar una proporción anormalmente alta de hermafroditas de *Strongylocentrotus purpuratus* (Echinoida) en la Bahía de Todos los Santos (Méjico) donde las temperaturas estacionales sufre grandes fluctuaciones.

Moore (*op. cit.*) supuso que los individuos hermafroditas fueron genéticamente hembras que expresaron su sexo con el tiempo. Pearse & *al.* (*op. cit.*) proponen que podría pensarse en un sistema de determinación del sexo poligenético que explicaría además el hermafroditismo. Gonor (1973) encuentra hermafroditas en *Strongylocentrotus*

purpuratus (Echinoida), de las costas de Oregón, y también propone una determinación del sexo poligénico con genes autosómicos, cuya expresión puede ser influida por el ambiente.

Según la hipótesis hermafrodita que proponemos, en los individuos adultos hemos encontrado los siguientes tipos sexuales:

- 1.-Con las todas las gónadas masculinas (poros circulares y pequeños, (fig. 1A): 16 ejemplares.
- 2.-Con todas las gónadas femeninas: 8 ejemplares.
- 3.-Con todas las gónadas hermafroditas: 6 ejemplares.
- 4.-Con parte de las gónadas femeninas y el resto hermafroditas: 8 ejemplares.

Los tipos nº 1 y 2 serían gonocóricos, y los tipos nº 3 y 4 hermafroditas. La *ratio* sexual que se ha hallado en la mayoría de estudios (siempre con especies gonocóricas) actuales de erizos de mar es de 1:1. Pero con los resultados expuestos anteriormente, es difícil calcular la *ratio* ya que abunda el tipo sexual hermafrodita. No obstante, siempre será difícil hallar una *ratio* sexual en poblaciones fósiles aunque no se presente el hermafroditismo, ya que el mismo concepto de población fósil es discutible. Posiblemente los ejemplares que hemos estudiado pertenezcan a diferentes poblaciones que vivieron en diferentes períodos relativamente separados entre sí. Son múltiples los factores que se han de dar para que fosilicen en un mismo nivel estratigráfico un grupo de equinoideos suficientemente numerosos, para representar a una población autóctona.

Como ya hemos mencionado, Moore (1966) pensó que cuando el alimento escaseara, una estrategia que podrían seguir los erizos de mar consistiría en invertir la energía en la producción de organismos proterándricos. Creemos que es una hipótesis probable ya que la producción de gónadas femeninas es más costosa energéticamente que la producción de las masculinas, pues los óvulos han de almacenar sustancias nutritivas para alimentar los primeros estadios larvarios. Suponemos que los ejemplares estudiados en este trabajo pertenecieron a diversas poblaciones de varias generaciones que sufrieron un déficit en el aporte de nutrientes, lo que condicionó la expresión de los genes, e indujo a aumentar las gónadas masculinas en ejemplares hembras, durante la fase juvenil o preadulta, y que dichas gónadas adoptaron una forma oval por el mecanismo propuesto.

Una hipótesis complementaria al hermafroditismo supondría que en condiciones de déficit de nutrientes, habría un mecanismo de formación de larvas lecitotróficas, que son generadas a partir de óvulos grandes con gran cantidad de vitelo nutritivo. Estas larvas son más independientes de los aportes externos de alimento que las larvas planctotróficas que nacen de óvulos pequeños y con poco vitelo, ya que gran parte del desarrollo de estas larvas se basa en la captura de plancton. Las larvas lecitotróficas nacen de grandes óvulos rodeados de una rica capa de vitelo. Thomas & al. (2001) estudiaron el desgaste que sufren los óvulos al pasar por las paredes rígidas de los gonoporos durante la freza, en varias especies de equinoideos. Esta fuerza de rozamiento produciría un incremento de los daños en los óvulos, destruyéndolos o reduciendo su fertilidad. Estos autores demostraron que si el gonoporo es más grande que el diámetro del óvulo los daños se minimizan. La observación de estos autores coincide con la idea de que una sección oval facilitaría la salida o freza de óvulos grandes y con mucho vitelo nutritivo para dar lugar a larvas lecitotróficas.

En resumen, la gran cantidad de ejemplares con poros ovales respondería a episodios periódicos de escasez de nutrientes que sufrirían las poblaciones de *Coelopleurus coronalis* estudiados. Durante estos episodios una parte la cohorte femenina juvenil o preadulta generaría glándulas masculinas (con gonoporos ovales), como estrategia de ahorro de energía metabólica. En fases más tardías de la ontogenia estos gonoporos ovales facilitarían la freza de grandes óvulos con mucho vitelo para dar lugar a larvas lecitotróficas que afrontarían con más eficacia una posible crisis de producción fitoplanctónica. Es decir, proponemos crisis periódicas en la productividad en el dominio planctónico (biotopo larvario) y en el dominio bentónico (biotopo de los adultos) como causa que provocaría la proterandria en *Coelopleurus coronalis*.

Algunos datos estadísticos sobre los gonoporos ovales y tipologías hermafroditas

En la tabla III mostramos el porcentaje de cada tipo de gonoporo (circular y oval) según su posición en el sistema apical. Estos datos se han extraído de la población con sistema apical completo y con algún gonoporo oval, es decir, pertenecientes al conjunto de ejemplares hermafroditas según nuestras conclusiones.

Gonoporo	Porcentaje de circulares	Porcentaje de ovales
g1	0	100
g2	29	71
g3	21	79
g4	21	79
g5	21	79

Tabla III.- Porcentaje de gonoporos circulares y ovales en la población de hermafroditas estudiada, según su posición en el sistema apical. Véase la fig. 1.

Table III. - Percentage of circular and oval gonopores in the hermaphrodite population, according to its location in the apical system. See the fig. 1.

A partir de los datos de la tabla III se observa que en la población hermafrodita el gonoporo g1 no presenta la forma circular, ya que son ovales. También se observa un dominio de los gonoporos ovales en el resto de gonoporos, con una ligera tendencia a un mayor proporción de circulares en el gonoporo g2 (placa madreporica).

Tipología	GONOPOROS					Frecuencia
	g1	g2	g3	g4	g5	
I	O	O	O	O	O	6
II	O	C	O	O	O	1
III	O	O	C	O	O	1
IV	O	O	O	C	O	1
V	O	O	O	O	C	1
VI	O	C	C	O	O	1
VII	O	C	O	O	C	1
VIII	O	O	C	C	O	1
IX	O	C	O	C	C	1

Tabla IV.- Frecuencia de las tipologías sexuales hermafroditas. Las tipologías han sido definidas en función de la posición, en el sistema apical, de los gonoporos ovalados y los circulares. La "O" representa un gonoporo ovalado y la "C" un gonoporo circular. Un ejemplo del tipo VI se figura en la fig. 1B.

Table IV. - Frequency of the sexual hermaphrodite tipologies. The tipologies have been defined depending on the location of the oval gonopores and the circular ones in the apical system. The "O" represent a oval gonopore, and the "C" an oval circular. An example of the type VI is represented in the fig. 1B.

En la tabla IV mostramos todos los tipos sexuales hermafroditas, que hemos hallado, agrupados según la posición en el sistema apical de los diferentes tipos de gonoporos (circulares u ovales). Como se puede observar en la tabla IV, sólo se han encontrado 9 clases de tipologías de las 32 que teóricamente podrían aparecer.

BIBLIOGRAFÍA

- Booolootian, Richard A , 1966. Physiology of Echinodermata. A collective effort by a group of experts. *Edited by Richard A. Booolootian, Interscience Publishers cop.* New York.
- Camerano, L. 1890. *In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton University Press 1956. 298 pp., 16 pls.*
- Carrasco, José.Francisco & Farrés, Francesc. 2001. Excepcional hallazgo de fases juveniles de *Coelopleurus coronalis* en el Eoceno de Vic (Barcelona). *Batalleria.* nº 10, pp 37-48, 3 láms. Barcelona.
- Cerami, 1924. *In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton University Press 1956. 298 pp., 16 pls.*
- David, B. & Laurin, B., 1988. How *Echinocardium cordatum* (Pennant) shows sexual dimorphism. Echinoderm Biology. International Echinoderm Conference 6a, 1987 Victoria. Proceedings of the Sixth International Echinoderm Conference, Victoria 23-28 August 1987, edited by *Robert D. Burke & al., Rotterdam A.A. Balkema,* 818 pp.
- Delavault, R. 1966. *In: Booolootian, Richard A. Physiology of Echinodermata. A collective effort by a group of experts. Edited by Richard A. Booolootian, Interscience Publishers cop.* New York.
- García Talavera, F. (1970): Notas sobre la morfología de algunos equínidos del Eoceno de Villafranqueza (Alicante). *Bol. Real Soc. Española Nat. (Geol.),* 68:171-177.
- Gonor, J.J., 1973. Sex ratio and hermaphroditism in Oregon intertidal populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus*. *Marine Biology.* Volume 19, Number , pp.278-280.
- Hamann, O. 1887. *In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton University Press 1956. 298 pp., 16 pls.*
- Hamel, Jean-François & Himmelman, John H., 1992. Sexual dimorphism in the sand dollar *Echinarachnius parma*. *Marine Biology.* 113 (3):379-383. Berlin, Heidelberg.
- Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press 1956. 298 pp., 16 pls.*
- Hyman, Libbie Henrietta. 1940. The Invertebrates. Volume 4 (Echinodermata). *Mcgraw Hill Book.* New York.
- Ikeda, H.,1931. *In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American Arbacia and other sea urchins. Princeton University Press 1956. 298 pp., 16 pls.*
- Kier, 1969. Sexual dimorphism in fossil echinoids. In "Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications" (*G.E.G. Westerman, ed.*), pp. 215-222. *International Union Geological Sciences (Ser. A, N° 1)*

- Kier, Porter M. 1967. Sexual dimorphism in an Eocene echinoid. *Journal of Paleontology*; July 1967; v. 41; no. 4; p. 988-993.
- La Cascia, 1930. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Lawrence, John M., 1987. A functional biology of echinoderms. *Croom Helm*, London.
- Marx, 1929. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Metz, C.B. 1953. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Moore, Hilary B., Jutare, T., Bauer, J.C. & Jones, J.A., 1963a. The biology of *Lytechinus variegatus*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 13:23-53.
- Moore, Hilary B., Jutare, T., Jones, J.A., McPherson, B.F. & Roper, C.F.E., 1963b. A contribution to the biology of *Tripneustes esculentus*. *Bull. Mar. Sci. Gul Caribb.* 13:267-281.
- Moore, Hilary B., 1966. In: Boolootian, Richard A. Physiology of echinodermata. A collective effort by a group of experts. Chapter 4 (Ecology of Echinoids). *Edited by Richard A. Boolootian, Interscience Publishers cop.* New York.
- Mortensen, Th., 1943. A Monograph of Echinoidea. *Camarodonta*. Vol. III. (2) C.A. *Reitzel édit.* Copenhagen.
- Motomura, I. 1941. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Neraudeau, Didier, 1993. Sexual Dimorphism in Mid-Cretaceous Hemiasterid Echinoids. *Palaeontology*, 36(2):311-317.
- Pearse, S. John & Cameron, Andrew, 1991. Reproduction of marine invertebrates. Echinoidea, Chapter 7. 6:513-662. *The Boxwood Press. Pacific Grove.* California.
- Reguant, S. & Amblàs, D. , 2000. Las “briozoaritas” de la formación de Margas de Gurb (Bartoniense, área de Vic, Barcelona). *Geotemas*, 2: 183-186.
- Schmidt, O., 1878. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Smith, A.B. (1984): Echinoid Palaeobiology, 190 pp. *George Allen and Unwin.* London.
- Studer, T., 1880. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Swann, M. M., 1954. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Tahara, Y., Okada, M. & Kobayashi, N., 1960. Further Notes on the Sexual Dimorphisms in Japanese Sea Urchins. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*. Vol. VIII (1).
- Thomas, Florence I. M; Bolton, Toby F. & Sastry, Ann Marie 2001. Mechanical forces imposed on Echinoid eggs during spawning: mitigation of forces by fibrous networks within egg extracellular layers. *The Journal of Experimental Biology* 204, 815–821. Printed in Great Britain © The Company of Biologists Limited.
- Tortonese, Enrico, 1965. Fauna d'Italia. Echinodermata. *Edizioni Calderini Bologna.* 442 pp.
- Tyler, A. 1944. In: Harvey, Ethel Nicholson Browne, 1956. The American *Arbacia* and other sea urchins. *Princeton University Press* 1956. 298 pp., 16 pls.
- Tyler, Albert & Tyle, Betty S. 1966. In: Boolootian, Richard A. Physiology of echinodermata. A collective effort by a group of experts. *Edited by Richard A. Boolootian, Interscience Publishers cop.* New York.