

IMPLICACIONES ETOLOGICAS Y SIGNIFICADO DE LA ESTEREOTIPICIDAD DE *OICHNUS* BROMLEY DURANTE EL PLIOCENO EN LA CUENCA DEL BAJO GUADALQUIVIR (SO ESPAÑA)

E. Mayoral *

RESUMEN

El estudio de la estereotipicidad de las perforaciones del tipo *Oichnus* Bromley, realizado sobre representantes de Bivalvia (epi e infauna) en diferentes horizontes estratigráficos del Plioceno del sector SO de la Cuenca del Guadalquivir ha permitido evidenciar cambios en la conducta depredadora de los organismos. Estas variaciones se detectan a pequeña escala al considerar los cambios que se producen en el desarrollo del estado juvenil al estado adulto de las presas y a una escala mayor, cuando se estiman las transformaciones medioambientales inherentes a cada uno de los horizontes estratigráficos estudiados.

En el primer caso, las variaciones están en función de factores internos al sistema depredador-presa: morfología, tamaño y ornamentación de estas últimas. En el segundo caso se relacionan con la pérdida o adquisición de factores externos al sistema: presión selectiva ambiental (naturaleza del sustrato, energía, competición ecológica).

Las diferencias observadas en la estereotipicidad de los distintos tipos de *Oichnus* (*O. paraboloides* Bromley y *O. simplex* Bromley), prueban, en aquellos casos que ha sido posible, que su origen y producción se llevaron a cabo mediante modelos de conducta diferentes.

Palabras clave: Estereotipicidad, *Oichnus*, Plioceno, Cuenca del Guadalquivir.

ABSTRACT

The analysis of the stereotypy in the *Oichnus*-type borings on Bivalvia (epi and infaunal) from different Pliocene stratigraphic horizons in the Southwestern sector of the Guadalquivir Basin, has allowed to show some changes about the predatory behaviour. These have an effect on two levels: on a small scale, when the changes between juvenile and mature state of the preys are considered and on a larger scale, when the environmental conditions of every stratigraphic horizons are estimated.

The variability on the first case are due to internal factors to the predatory-prey system: morphology, size and ornamentation of the preys. On the second one, are related with loss or increase in external factors on system: environmental selective pressure (kind of substrate, energy, ecologic competition).

Well defined behaviour patterns have been revealed by differences in the stereotypy of several *Oichnus*-type (*O. paraboloides* Bromley and *O. simplex* Bromley). This fact establish also various trace-makers for the latter.

Key words: Stereotypy, *Oichnus*, Pliocene, Guadalquivir Basin.

Introducción

El estudio de los modelos de comportamiento animal a partir de los datos del registro fósil, ha tomado gran importancia durante las dos últimas décadas, en especial los que se refieren a las conductas depredadoras y más concretamente las que conciernen a

los gasterópodos perforadores. Estas investigaciones han versado sobre el modo de realización y morfología de las perforaciones (Ansell, 1960; Carriker y Yochelson, 1968; Wood, 1968; Sohl, 1969; Robba y Ostinelli, 1975; Bromley, 1981) o sobre las teorías de conducta propiamente dichas (Carriker, 1957; Carriker y Zandt, 1972; Berg, 1972, 1975, 1976; Mue-

* Departamento de Geología y Minería. Universidad de Sevilla. Apdo. 553. 41071 SEVILLA.

ller, 1974; Berg y Nishenko, 1975; Kitchel *et al.*, 1981; Palmer, 1983; Taylor *et al.*, 1983; Kelley, 1984).

Estos modelos de comportamiento que se rigen por una finalidad concreta: la realización de un ataque exitoso mediante una orientación favorable de la presa, pueden llegar a inducirse con bastante aproximación, ya que el registro dejado (las perforaciones) es un material fácilmente identificable y difícilmente alterable.

En el presente trabajo se estudian las perforaciones denominadas *Oichnus* (Bromley, 1981) que sirven como un excelente ejemplo de la conducta desarrollada por determinados tipos de gasterópodos (naticidos y muricidos entre otros). Si bien la producción de estas perforaciones no debe asociarse de forma exclusiva a estos organismos, también es cierto que su presencia va siempre ligada al material estudiado, lo que soporta al menos en gran parte la hipótesis planteada.

Metodología

La aproximación al análisis propuesto se ha llevado a cabo mediante la metodología recomendada por Berg (1978) para el estudio de los desarrollos evolutivos del comportamiento en moluscos, en base a los cambios de estereotipicidad.

Este concepto que alude a la fidelidad con que se repite la posición de un orificio producido por un organismo sobre otro (un depredador en nuestro caso), se cuantifica como la inversa de la Variabilidad ($S = 1/V$).

Antes de proceder a cuantificar la Variabilidad (V) es preciso utilizar de antemano un sistema que permita conocer la posición exacta de cada orificio respecto a los ejes principales del bivalvo. Para ello es muy útil emplear un sistema de coordenadas que se define como $a = AH/AP$ para referirse a la posición respecto al eje antero-posterior o eje A y $d = DV/DH$, para hacer lo propio respecto al eje dorso-ventral o eje D .

Una vez conocidos los valores de a y de d para todo el tamaño de la muestra, se procede a calcular la Variabilidad mediante lo que se llama el *Coficiente de variación* (v), que es el valor que resulta de la relación $v = s/\bar{x} \cdot 100$; donde s es la desviación estándar y \bar{x} la media aritmética de todas las medidas efectuadas tanto para los valores de a como para los de d . De esta forma, la Variabilidad respecto a cada eje se expresa como Va y Vd :

$$Va = s_a/\bar{x}_a \cdot 100 \text{ y } Vd = s_d/\bar{x}_d \cdot 100$$

Así se pueden comparar condiciones de tamaño y formas diferentes.

Como la discusión se centra en la variabilidad de localizaciones sobre un área superficial, se ha utilizado como valor representativo lo que podríamos llamar el producto de la variabilidad total de la posición de los orificios, expresado como:

$$Vt = Va \times Vd$$

Material estudiado

La cuantificación anterior se ha realizado sobre las perforaciones (*Oichnus*) que presentan determinados grupos de bivalvos del Neógeno superior (Plioceno) en el sector SO de la Cuenca del Guadalquivir. Para este amplio sector (fig. 1) se ha elaborado una serie sintética que resume las principales características estratigrá-

ficas regionales observadas a lo largo de 35 puntos diferentes situados entre las localidades de Huelva capital y Bonares. Esta serie se ha dividido arbitrariamente a efectos prácticos de análisis, en dos grandes niveles o macrohorizontes estratigráficos:

— Uno *inferior*, cuya litología es en el muro arcillas margosas más o menos arenosas de color azulado con una potencia media que se puede estimar en unos 4 m y hacia techo, limos arenosos amarillentos, frecuentemente glauconíticos (potencia media 10 m)

y — Uno *superior*, formado exclusivamente por arenas finas, par-do-amarillentas (con un espesor variable entre 15-20 m).

Los representantes escogidos para cada uno de estos niveles han sido taxones de la epi e infauna, cuyos hábitos de vida son semejantes. En el horizonte inferior se ha seleccionado *Venus (Ventricoloidea) multilamella* (Lamarck) como taxón de la infauna somera (interfase sedimento-agua) y *Neopycnodonte cochlear* (Poli) como de la epifauna sésil. En el horizonte superior han sido respectivamente: *Glycymeris (G.) insubrica* (Brocchi) y *Ostrea (O.) edulis lamellosa* Brocchi.

La elección de taxones con modos de vida semejantes es imprescindible si se quieren comparar tipos de respuesta que puedan equipararse frente a un mismo elemento perturbador (los depredadores productores de *Oichnus*).

Su situación en marcos físicos diferentes: diversas litologías, contenidos faunísticos, etc., introduce una serie de parámetros nuevos que influyen en la interacción depredador-presa, cuyos efectos son susceptibles de consideración.

Discusión

El establecimiento de un criterio arbitrario que sirva para estimar con precisión hasta qué punto se pueden considerar *objetivas* unas medidas de tamaño que permitan marcar fases de crecimiento diferentes dentro de un mismo grupo o de grupos distintos, es algo *a priori*, bastante difícil de abordar. Sin embargo, y siempre dentro del plano hipotético bajo el cual se ha planteado este trabajo, sí puede ser factible desde el punto de vista analítico, considerar una longitud crítica del eje A —en este caso 10 mm— para diferenciar un tamaño *pequeño* o «juvenil» cuando ésta es inferior al valor anterior y un tamaño *mayor* o *más maduro*, cuando ésta es superior.

Al margen de este presupuesto hipotético, hay que decir que la experiencia observada después de estudiar todo el material, permite apoyar en gran parte este planteamiento. Toda extrapolación es arriesgada y bien es cierto que el significado, p. e., a nivel poblacional o de comunidad de un *Neopycnodonte* de menos de 10 mm de eje A no es el mismo, que el de un *Glycymeris* del mismo rango, por poner dos casos opuestos; pero lo que sí es perfectamente plausible y de hecho se observa, es el paralelismo en la respuesta influenciada por este carácter, aunque insistido, la escala considerada a otros niveles sea en buena parte diferente.

Las variabilidades se han estudiado sobre las dos icnoespecies de *Oichnus*: *Oichnus paraboloides* Bromley y *Oichnus simplex* Bromley, a excepción de los taxones de la infauna somera donde sólo se ha re-

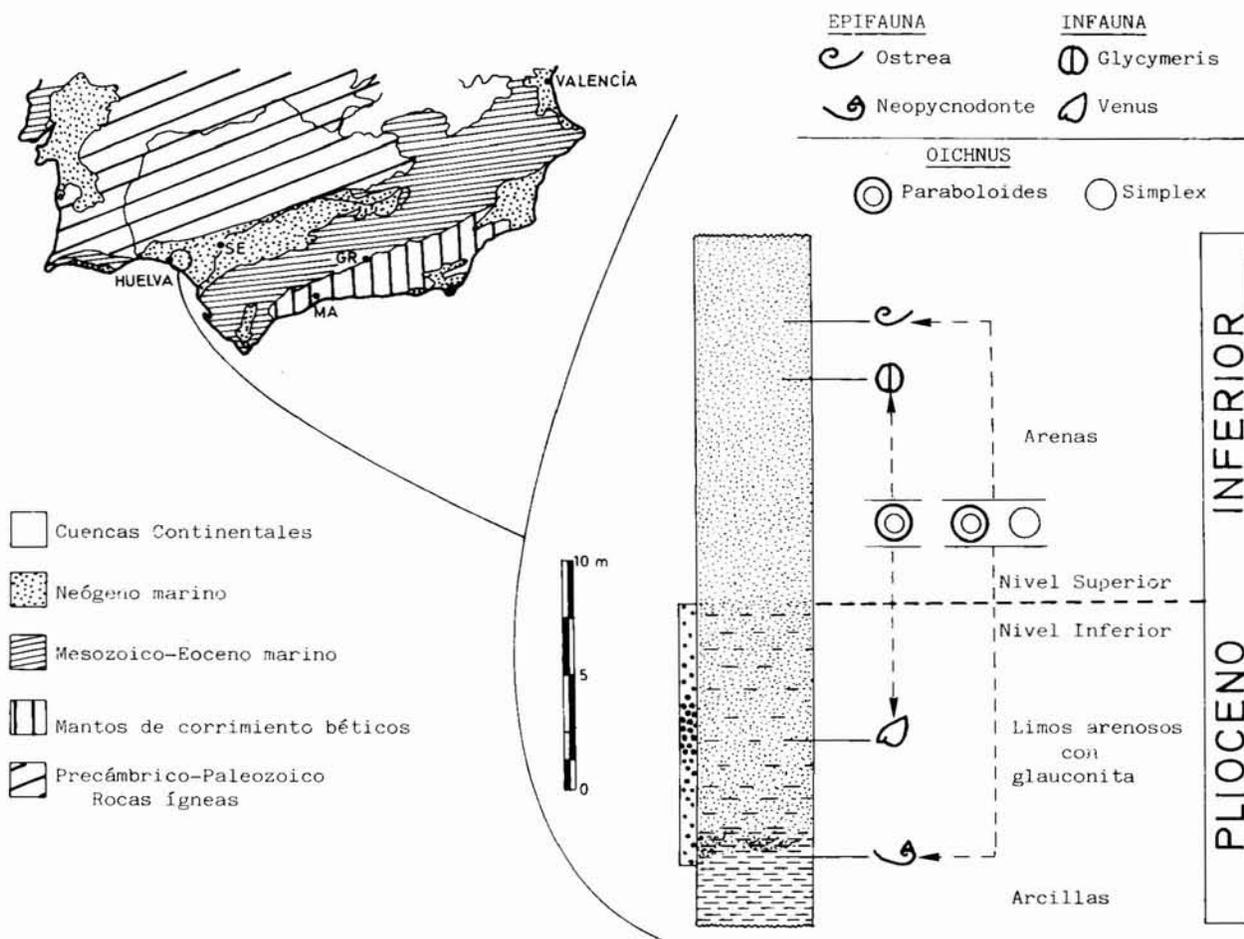


Fig. 1.—Localización geográfica y geológica del área estudiada. Representación de la columna estratigráfica sintética para dicha área, con expresión y situación del material investigado.

conocido la primera. Los valores absolutos para unos y otros pueden consultarse en las tablas 1 y 2.

Infauna somera

Del análisis de la figura 2b se puede apreciar cómo tanto el representante del nivel inferior: *Venus*, cómo el del nivel superior: *Glycymeris*, muestran durante sus *estados juveniles* perforaciones que se localizan en las mismas posiciones (zonas próximas al umbo) con ligeras variaciones, mientras que en los *estados más adultos* estas posiciones tienden a desplazarse hacia zonas más centrales de las valvas.

A lo largo del crecimiento la tendencia de la variabilidad cuando se consideran cada uno de los ejes por separado es siempre la misma: disminuye respecto al eje *A* y aumenta respecto al eje *D*. Sin embargo, la estereotipicidad total en cada uno de estos gé-

neros es diferente y esto se debe al mayor tamaño alcanzado por los ejemplares adultos de *Glycymeris* (eje *D* más variable y de mayor longitud). Recordemos que este género se considera normalmente de estrategia oportunista y como tal alcanza grandes medidas relativas en intervalos cortos de tiempo. En cambio, *Venus* presenta en comparación con las formas juveniles variaciones menos notables y más regulares.

Del mismo modo, los individuos *adultos* de *Glycymeris* desarrollan un fuerte periostraco que puede ser un impedimento importante que dificulte la acción perforadora de sus atacantes, induciéndoles a adoptar posiciones más variables que en el caso de que no lo tuvieran.

Estos datos permiten suponer que inicialmente la estrategia depredadora es la misma, ya que la estereotipicidad respecto a cada eje presenta tendencias paralelas, pero en función de *factores internos* al sis-

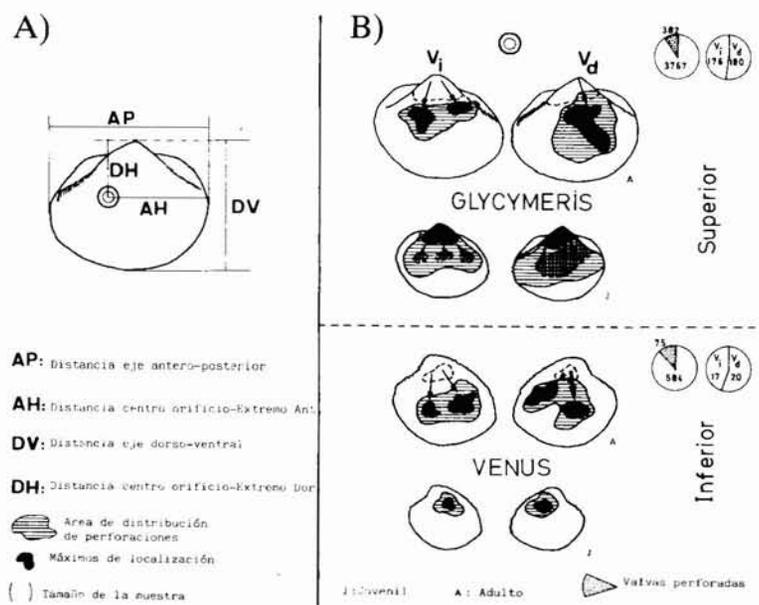


Fig. 2.—A) Representación esquemática de la obtención de las coordenadas utilizadas para medir los coeficientes de variación de *Oichnus* respecto a los ejes antero-posterior (eje A) y dorso-ventral (eje D) de un bivalvo. B) Diagramas de contorno donde se exponen las áreas de distribución y los puntos de máxima concentración de *Oichnus*, para los estados *juvenil* y *adulto* de los bivalvos considerados en cada uno de los niveles seleccionados. En los diagramas circulares se expresan a la izquierda el número total de valvas con y sin perforar y a la derecha, la proporción de valvas izquierdas y derechas perforadas.

tema depredador-presa (tamaño, forma y ornamentación) puede llegar a cambiar.

Llegados a este punto es importante destacar el papel jugado por otra serie de factores de mayor rango que son externos al sistema considerado y que se resumen esencialmente en las condiciones del medio sedimentario en el que éste se desenvuelve. En efecto, el representante del nivel inferior: *Venus*, es característico en la zona estudiada, de un medio de energía moderada o baja (limos arenosos glauconíticos), de fondos relativamente profundos o protegidos, mientras que el del nivel superior: *Glycymeris*, lo es de fondos arenosos limpios o de gravas conchíferas, de energía alta, con fuertes corrientes y aguas más someras y turbulentas. Estas condiciones son mucho más restrictivas e inestables (la comunidad de *Glycymeris* presenta valores de sus índices de diversidad y equitabilidad más bajos que la comunidad de *Venus*, Mayoral, 1986) y pueden llegar a influir negativamente en el comportamiento de los depredadores, en el sentido de mostrar una conducta más irregular con pautas menos rígidas y uniformes.

Casos similares han sido observados por Berg (1978) quien al estudiar las perforaciones realizadas por el natívico *Lunatia triseriata* sobre algunos bivalvos de hábito infaunal, pudo comprobar cómo exis-

tían aumentos en la variabilidad de las respuestas al aumentar igualmente el tamaño de las presas. Esta circunstancia la explicó como un hecho adaptativo, de tal forma que a mayor tamaño del depredador mayor es la capacidad para alimentarse de presas de formas y tamaños diferentes.

Tabla 1. Cambios en el coeficiente de Variación ($v = s/\bar{x} \times 100$) para: *Oichnus paraboloides* Bromley en: a) *Venus (Ventricoloidea multilamella)* (Lamarck); b) *Glycymeris (G.) insubrica* (Brocchi)

Coefficientes	Presas Jóvenes ($D_{AP} < 10$ mm)	Presas Adultas ($D_{AP} > 10$ mm)	Δ Variab.
<i>lb</i>			
	(254)	(112)	
$V_a = AH/AP$	3,45	2,60	▼
$V_d = DH/DV$	1,87	159,93	▲
$V_t = V_a \times V_d$	6,45	415,81	▲
			N. Superior
<i>la</i>			
	(12)	(25)	
$V_a = AH/AP$	10,60	4,63	▼
$V_d = DH/DV$	2,38	3,39	▲
$V_t = V_a \times V_d$	25,22	15,69	▼
			N. Inferior

() : Tamaño de la muestra.

Tabla 2. Cambios en el coeficiente de Variación para: *Oichnus paraboloides* Bromley y *O. simplex* Bromley en: a) *Neopycnodonte cochlear* (Poli) y b) *Ostrea (O.) edulis lamellosa* Brocchi

Coefic.	1. <i>Oichnus paraboloides</i> Bromley			2. <i>Oichnus simplex</i> Bromley		
	Presas Jóvenes (D _{AP} < 10 mm)	Presas Adultas (D _{AP} > 10 mm)	Δ Variab.	Presas Jóvenes (D _{AP} < 10 mm)	Presas Adultas (D _{AP} > 10 mm)	Δ Variab.
b)						
V _a = AH/AP	(8) 3,26	(52) 2,06	▼	(5) 0,33	(24) 2,07	▲
V _d = DH/DV	2,44	1,42	▼	1,23	1,61	▲
V _t = V _a × V _d	7,95	2,92	▼	0,40	3,33	▲
						N. Superior
a)						
V _a = AH/AV	—	(28) 3,00	—	—	(13) 3,31	—
V _d = DH/DV	—	2,04	—	—	1,44	—
V _t = V _a × V _d	—	6,01	—	—	4,76	—
						N. Inferior

() : Tamaño de la muestra.

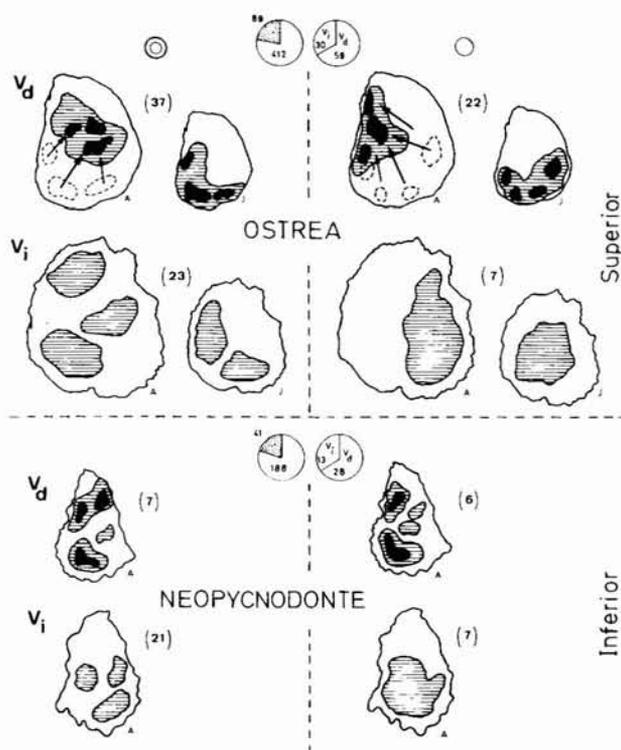


Fig. 3.—Idem a la figura 2B sólo que aplicado a los bivalvos de la epifauna sésil.

Epifauna sésil

Los valores absolutos que corresponden a la variabilidad de *O. paraboloides* Bromley y *O. simplex* Bromley sobre los distintos representantes de la epi-

fauna: *Neopycnodonte*: Nivel inferior y *Ostrea*: Nivel superior, se muestran en la tabla 2a.

A partir de los datos de esta tabla y de la ubicación de las perforaciones esquematizadas en los gráficos de la figura 3, se puede deducir lo siguiente:

— En el caso de *O. paraboloides* Bromley (tabla 2.1) no se pueden establecer estimaciones de la variabilidad para los ejemplares juveniles de *Neopycnodonte*, ya que éstos no presentan en ningún momento evidencias de tales perforaciones. Este hecho es ya un dato importante, que aunque no permite posibilidades de comparación con los del nivel superior (*Ostrea*), sí, al menos, parece indicar que el desarrollo post-larvario de ambos es diferente.

El estudio de las muestras confirma en gran medida esta hipótesis, ya que es muy frecuente encontrar individuos muy jóvenes de *Neopycnodonte* en el interior de otras valvas o instalados en zonas protegidas de éstas, mientras que los de *Ostrea* son más raros. Por esta razón, los individuos ubicados en lugares abrigados son poco o nada atacados, siéndolo tan sólo cuando empiezan a alcanzar tamaños relativamente importantes.

En *Ostrea* (Nivel superior) se puede apreciar una clara disminución en la variabilidad de las perforaciones conforme los organismos alcanzan tamaños cada vez mayores. Concretamente (fig. 3a), los máximos de ubicación se sitúan en las zonas ventrales y posteriores en el caso de los ejemplares juveniles, pasando a ocupar zonas más centrales en los individuos más adultos. Esta tendencia es mayor en las valvas derechas que son las que sirven de tapadera al bival-

vo y por tanto las más accesibles para los depredadores. Que la estereotipicidad sea máxima en la zona central indica una estrategia claramente adaptativa, ya que en ésta es donde se localiza la región muscular interna que abre y cierra la valva, de tal forma que éste es el punto idóneo para realizar la perforación.

Una tendencia general similar se observa también en las valvas de los ejemplares *adultos* de *Neopycnodonte*, si bien algunos máximos se desplazan hacia zonas más ventrales. Posiblemente esté influenciado por la propia ornamentación y configuración externa de estas conchas, que tienen la superficie más lisa y son de perfil más convexo que *Ostrea*.

Para el caso de *O. simplex* Bromley (tabla 2b), las tendencias son opuestas a las anteriores. En el nivel inferior los individuos *jóvenes* de *Neopycnodonte* siguen lógicamente sin presentar ningún tipo de evidencia, tal y como ocurría en el caso anterior. Para los individuos más *adultos*, los valores de la variabilidad son algo inferiores en relación a los de *O. paraboloides*. Esta mayor estereotipicidad se refleja también en una menor dispersión de los máximos de perforación (zonas posteriores), aunque las diferencias en general no son especialmente significativas.

En el nivel superior, *Ostrea* presenta a lo largo de su crecimiento un aumento en la variabilidad. Pese a ello, las valvas derechas muestran cada vez posiciones más estereotípicas, pasando de estar relativamente dispersas (zonas ventrales inferiores-medias) en los individuos *jóvenes*, a relativamente concentradas (zonas posteriores) en los más adultos. El cómputo global al considerar los dos tipos de valvas enmascara no obstante, esta tendencia; ya que las perforaciones sobre las valvas izquierdas se sitúan de forma más dispersa y en zonas más alejadas debido a la configuración geométrica mucho más irregular de la valva.

Hasta ahora se ha podido apreciar cómo la geometría o el tipo de valva (*factores internos*) pueden llegar a influir de alguna manera en una mayor o menor variabilidad. Sin embargo, también están influenciadas por *factores externos*, tal y como ocurría para el caso de la infauna somera, sólo que sus efectos son diferentes, al serlo también su forma de vida. De este modo, la menor estereotipicidad de *Oichnus* en *Neopycnodonte* (en relación a *Ostrea*) puede explicarse en parte por el propio medio físico donde éste se desarrolla. En efecto, *Neopycnodonte* es un taxón característico de fondos limo-arcillosos, a veces arenosos, de zonas relativamente profundas (infralitoral inferior-circalitoral superior), cuya energía era baja y poco fluctuante. Estas condiciones podrían favorecer una cómoda instalación de los depredadores, con mayores posibilidades de situación a lo largo de la superficie de la concha. El hecho de que más del 50 %

de las perforaciones se ubiquen en las valvas inferiores (valvas izquierdas) y no en las superiores, como ocurre en *Ostrea*, se debe a la forma especial con la que se apoyan estos individuos entre sí, que llegan a construir unidades «gregarias» donde las valvas izquierdas, que son más grandes, constituyen la mayor parte del edificio, recubriendo y protegiendo en gran medida a las valvas derechas.

En el caso de *Ostrea* la estereotipicidad total es mayor, lo que indica un comportamiento del depredador mucho más uniforme y regular. Esta tendencia puede explicarse como una adaptación que favorezca el éxito del ataque frente a un medio físico mucho más agresivo donde la energía normalmente alta, es muy fluctuante. Por otra parte, una característica que puede influir en esta respuesta más estereotípica para *Ostrea* es que ésta suele aparecer casi siempre en comunidades donde la competición ecológica no parece un factor especialmente determinante. De hecho, si se comparan, p. e., los valores de diversidad de las dos comunidades de la epifauna más importantes en el área de estudio, como son precisamente la Comunidad de *Ostrea* y la Comunidad de *Neopycnodonte* (Mayoral, 1986), podremos apreciar que el de la primera es más bajo que el de la segunda (0,35 frente a 0,47). Esta diferencia, aunque no es especialmente significativa, podría apoyar la existencia de unas pocas especies con un gran número relativo de individuos en relación a otras cuyo número de representantes es variable y por lo general más pequeño. De esta forma, la presumible competición ecológica tendería a disminuir, con un taxón o unos pocos taxones dominantes, que son los afectados por la acción de los depredadores.

Curiosamente, si comparamos estas mismas condiciones medioambientales: alta energía, corrientes fluctuantes y fuertes, sustratos arenosos y limpios, etc., pero afectando a la infauna (caso del representante elegido: *Glycymeris*); podremos observar que el comportamiento del depredador/es es precisamente el contrario; es decir tiende a manifestar una estereotipicidad menor. Las causas que determinen esta conducta se pueden hallar en la propia forma de vida de las presas, ya que éstas gozan de una mayor movilidad sobre el fondo en el cual se encuentran más o menos semienterradas. Esta característica puede influir negativamente en la *regularidad* de la posición elegida para el ataque, dándose éste por válido en cualquier punto siempre y cuando al final sea efectivo.

Además, en el caso de las comunidades de la infauna somera que aquí se han tratado y desde el punto de vista de la competición ecológica, la conducta más estereotípica se da en aquel taxón cuya comunidad presenta un mayor índice de diversidad, que en este caso es *Venus* (con un valor de 0,55 frente a 0,42

de la comunidad de *Glycymeris*, Mayoral, 1986). Esto se puede interpretar a la larga en un mayor número potencial de presas que se localizan además en un marco donde la competición es también mayor.

Por último, si comparamos los datos entre variabilidades relativas a las dos icnoespecies estudiadas: *O. paraboloides* y *O. simplex*, podremos apreciar que existen también diferencias claramente significativas en relación a la epifauna. En el nivel superior que es donde se pueden establecer las comparaciones, se observa una mayor estereotipicidad para las perforaciones de *O. paraboloides* que para las de *O. simplex*. Este hecho se debe y tiene que estar seguramente relacionado con los organismos productores. En efecto, si se admite el supuesto de que al menos *O. paraboloides* puede ser producido entre otros por gasterópodos naticidos y *O. simplex* por gasterópodos murícidos, la explicación está en la forma diferente con que abordan a sus presas. Experimentalmente se ha observado que los naticidos las envuelven con su pie musculoso y las orientan en la posición más favorable (partes que afectan a las zonas vitales: umbo, región muscular...) que casi siempre será la misma, de ahí la mayor estereotipicidad, mientras que los murícidos no guardan al parecer ningún tipo de estrategia definida, con una componente mayor de indeterminación (perforaciones *al azar*), con lo que su variabilidad será mayor.

Conclusiones

El análisis de la estereotipicidad del icnogénero *Oichnus* Bromley sobre determinados bivalvos en el Plioceno de la Cuenca del Bajo Guadalquivir, permite descubrir tendencias y cambios en la conducta depredadora de los organismos causantes de estas perforaciones. De este modo, se pueden constatar variaciones a dos niveles diferentes:

— *A pequeña escala*: las que se producen debido a los cambios que se operan en el desarrollo de un *estado juvenil* a un *estado adulto* en los bivalvos. La estereotipicidad cambia en función de *factores internos* al sistema depredador-presa, como son: el tamaño, forma y/u ornamentación de esta última. De esta forma, diferencias en la estereotipicidad total entre *Glycymeris* y *Venus* se pueden deber al mayor desarrollo del eje *D* (dorso-ventral) y a la adquisición de un periostraco en *Glycymeris*.

Las diferencias entre *Neopycnodonte* y *Ostrea* pueden estar en la mayor convexidad y menor ornamentación del primero.

— *A gran escala*: las que existen al considerar horizontes stratigráficos diferentes. La estereotipicidad cambia en función de *factores medioambientales*

o externos al sistema considerado. Los más importantes y que son consustanciales entre sí, son:

a) Naturaleza litológica del sustrato:

— Limos glauconíticos, donde se hallan *Venus* y *Neopycnodonte*.

— Arenas más o menos gruesas y gravas conchíferas, donde se hallan *Glycymeris* y *Ostrea*.

b) Energía del medio: Es quizá el factor más determinante y está en íntima relación con el anterior:

— Limos glauconíticos: baja energía.

— Arenas y gravas conchíferas: alta energía.

Sus efectos sobre la estereotipicidad son diferentes según el modo de vida de los bivalvos. Medios de baja energía favorecen un aumento en la estereotipicidad en el caso de *Venus* (infauna somera), pero la disminuyen en el caso de *Neopycnodonte* (epifauna sésil) y por otra parte, medios de alta energía disminuyen la estereotipicidad en *Glycymeris* (infauna somera), pero la aumentan en *Ostrea* (epifauna sésil).

Cuando las comparaciones son posibles, las diferentes tendencias observadas en la estereotipicidad de *O. paraboloides* Bromley y *O. simplex* Bromley, confirman que su realización se produjo a favor de modelos de conducta igualmente distintos.

Referencias

- Ansell, A. D. (1960). Observations on predation of *Venus striatula* (Da Costa) by *Natica alderi* (Forbes). *Proc. Malacological Soc. London*, 34, 157-164.
- Berg, C. J. (1972). Ontogeny of the behaviour of *Strombus maculatus* (Gastropoda: Strombidae). *Amer. Zool.*, 12, 427-443.
- Berg, C. J. (1975). A comparison of adaptative strategies of predation among naticid gastropods. *Biol. Bull.*, 149, 420-421.
- Berg, C. J. (1976). Ontogeny of predatory behaviour in marine snails (Prosobranchia: Naticidae). *Nautilus*, 90, 1-4.
- Berg, C. J. (1978). Development and evolution of behaviour in Mollusks, with emphasis on changes in stereotypy. In: *The Development of Behaviour: Comparative and Evolutionary Aspects*. (G. M. Burghardt and M. Bekoff eds.). Garland STPM Press, New York & London, 3-17.
- Berg, C. J. y Nishenko, S. (1975). Stereotypy of predatory boring behaviour of Pleistocene Naticid gastropods. *Paleobiol.*, 1, 258-260.
- Bromley, R. G. (1981). Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. In: *Concept and Method in Paleontology* (J. Martinell edit.). *Acta Geol. Hisp.*, 16, 55-64.
- Carriker, M. R. (1957). Preliminary study of behaviour of newly hatched oyster drills *Urosalpinx cinerea* (Say). *J. E. Mitchel Soc.*, 73, 328-351.
- Carriker, M. R. y Zandt, D. Van. (1972). Predatory be-

- haviour of a shell-boring muricid gastropod. In: *Behaviour of marine animals* (H. E. Winn and B. L. Olla, eds). Plenum, New York, 157-244.
- Carriker, M. R. y Yochelson, E. L. (1968). Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. *Geol. Surv. Proff. Papers.*, 593-B, B1-B23.
- Kelley, P. H. (1984). Coevolution in a naticid gastropod predator-prey system: relation of predation intensity to rates of prey evolution. *Abstract Ann. Meeting. Geol. Soc. Amer.*, 1984.
- Kitchell, J. A.; Boggs, C. H.; Kitchell, J. F. y Rice, J. A. (1981). Prey selection by naticid gastropods: experimental test and application to the fossil record. *Paleobiol.*, 7, 533-522.
- Mayoral, E. (1986). *Tafonomía y Paleoecología del Plioceno de Huelva-Bonares*. Tesis Doctoral (Inédita). Universidad de Sevilla, 599 págs.
- Mueller, H. G. (1974). The development of prey recognition and predatory behaviour in the American Kestrel *Falco Sparverius Behaviour*, 49, 313-324.
- Palmer, A. R. (1983). Growth rate of a mesure of food value in thaidid gastropod: assumptions and implications for prey morphology and distribution. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 73, 95-124.
- Robba, E. y Ostinelli, E. (1975). Studi paleoecologici sul Pliocene Ligure. I Testimonianze di predazione sui Molluschi pliocenici di Albenga. *Riv. Ital. Pal. Strat.*, 81, 309-372.
- Sohl, N. F. (1969). The fossil record of shell boring by snails. *Amer. Zool.*, 9, 725-734.
- Taylor, J. D.; Cleevely, R. J. y Morris, N. J. (1983). Predatory gastropods in a Tertiary (Eocene) molluscan assemblages from Paris. *Paleontol.*, 26, 521-553.
- Wood, L. (1968). Physiological and ecological aspects of prey selection by the marine gastropod *Urolsanpinx cinerea* (Prosobranchia: Muricidae). *Malacol.*, 6, 267-320.

Recibido el 16 de enero de 1990
Aceptado el 25 de junio de 1990