

ALMEJAS À LA CARTE: ESTUDIO DE TRAZAS DE DEPREDACIÓN EN VENÉRIDOS DEL EOCENO DE ANTÁRTIDA

(Clams À la carte: Study on predation traces in venerids from the Eocene of Antarctica)

Cech, N. B.¹, Brezina, S. S.², Palópolo, E. E.³, Casadío, S. A.⁴ y S. Santillana⁵

^{1,2,3,4} Instituto de investigaciones en Paleobiología y Geología, UNRN-CONICET, Avenida Roca 1242, General Roca, Río Negro, Argentina. E-mail: ncech@unrn.edu.ar; sbrezina@unrn.edu.ar; eepalopolo@unrn.edu.ar; sacasadio@unrn.edu.ar. ⁵Instituto Antártico Argentino, 25 de Mayo 1143, San Martín, provincia de Buenos Aires, Argentina. ssantillana@dna.gov.ar.

Los gasterópodos de las familias Naticidae y Muricidae suelen ser depredadores infaunales de comunidades marinas de moluscos en fondos blandos, tales como bivalvos, escafópodos e incluso otros gasterópodos. El registro de dicha interacción biótica es muy rico y ha sido descrito tanto en asociaciones fósiles como modernas (Mondal *et al.*, 2017), aportando al conocimiento de varios aspectos respecto a las interacciones depredador-presa. El registro fósil de trazas de depredación ha tenido una dramática radiación desde el comienzo del período Cretácico y varios estudios se han enfocado en la identificación del depredador, las relaciones entre el tamaño de las perforaciones y el tamaño del depredador (selectividad de la presa), la distribución preferencial de las perforaciones (selectividad de sitio) entre otros aspectos (Kong *et al.*, 2015). En este trabajo se estudió la relación depredador-presa a partir del registro de trazas de depredación sobre dos especies de venéridos (*Euromalhea florentinoi* y *Retrotapes antarcticus*) de la Formación La Meseta, del Eoceno de la Antártida.

La Formación La Meseta (Eoceno) está expuesta en las islas Seymour y Cockburn ubicadas en el extremo norte de la Península Antártica y constituye la parte superior del relleno de la cuenca James Ross. Esta unidad representa un valle inciso compuesto, de unos 250 m de espesor y cuyos depósitos corresponden a facies deltaicas, estuarinas y marinas (Marensi, 2006). Marensi *et al.* (1998) subdividió la Formación La Meseta en seis Alomiembros. De base a techo son el Valle de las Focas, Acantilados, Campamento, Cucullaea I, Cucullaea II y Submeseta. Los especímenes estudiados aquí provienen del Alomiembro Submeseta, también considerado por otros autores como Formación Submeseta (Montes *et al.*, 2013). Siguiendo el mapa de Montes *et al.* (2007) la ubicación de las muestras tomadas corresponde a las siguientes coordenadas 64° 14' 28" S, 78° 56' 38" 43,19"W; 64° 14' 30,39" S, 56° 38' 44,53"W y 64° 14' 25"S, 56° 35' 31,34"W. Las muestras de venéridos fueron colectadas al azar usando cuadratas de 0,25 m². Además se colectaron arbitrariamente muestras con perforaciones de depredación a fin de contar con un mayor N para evaluar selección de sitio y correlaciones entre el tamaño estimado del depredador y el tamaño de la presa.

Un total de 853 especímenes fueron observados bajo lupa binocular y depositados en la colección del Instituto Antártico Argentino (IAA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Para cada espécimen se determinó la presencia/ ausencia de perforaciones y las mismas fueron clasificadas como perforaciones hechas por naticidos o murícidos y asignadas al icnogénero *Oichnus* Bromley. Para todos los especímenes se tomaron medidas de largo y ancho utilizando un calibre digital. Además, cada perforación fue clasificada como completa o incompleta. Para evaluar la preferencia de tamaño de la presa se realizó una correlación usando el diámetro externo de la perforación como una estimación del tamaño del depredador y el largo como tamaño de la presa. Las variables consideradas respecto a las perforaciones y a las conchillas perforadas, están descritas en la tabla 1. La frecuencia de ataque se define como la proporción de la población de la presa que es atacada y se calculó como la proporción de conchillas perforadas en las muestras (completas e incompletas). La frecuencia de perforación se calculó dividiendo el número total de conchillas perforadas con agujeros completos por el número total de especímenes observados. La probabilidad de éxito del evento de depredación depende de la proporción de presa respecto al tamaño del depredador. Por esto, para estudiar el papel de la selección del tamaño en la depredación exitosa, se calculó la tasa de éxito dividiendo el número

de perforaciones completas por el número total de perforaciones (agujeros completos y agujeros incompletos). La frecuencia relativa de ataques fallidos referidos como efectividad de presa fue calculada como el número de perforaciones incompletas dividido por el número total de intentos de perforación (completos e incompletos). Todos los análisis estadísticos se realizaron con los softwares Past y R 3.2.0 (2015). Cada valva se dividió en nueve sectores. Se realizó un test de Bondad de Ajuste a fin de evaluar una posible preferencia de los depredadores por perforar alguna de las áreas de la conchilla.

Especie	<i>E. florentinoi</i>				<i>R. antarcticus</i>
	M3	M2	M1	M4	M5
Muestra					
Tipo de muestreo	Al azar	Al azar	Al azar	Selec.	Selec.
N	507	95	123	75	53
Número de conchillas perforadas (n)	46	6	31	75	53
Número de conchillas no perforadas (n)	461	89	92	0	0
Frecuencia de ataque (AF)	0.09	0.06	0.25		
Frecuencia de perforación (DF)	0.09	0.03	0.24		
Alto de conchilla (mm)					
<i>Conchillas perforadas</i>					
Media	23.51	35.94	27.17		
Mediana	23.65	35.76	26.71		
Máximo	34.48	43.35	35.44		
Mínimo	13.12	29.58	19.04		
<i>Conchillas no perforadas</i>					
Media	25.94	35.5	28.67		
Mediana	26.38	35.68	28.42		
Máximo	41.27	59.25	44.9		
Mínimo	10.42	26.41	11.76		
Altura de valvas perforadas completas(mm)					
Media	22.69	32.63	27.36	30.03	34.25
Mediana	23.52	33.90	26.94	30.70	34.43
Altura de valvas perforadas incompletas (mm)					
Media	34.03	35.24	21.38	36.47	44
Mediana	34.03	37.12	21.38	36.78	43.37
<i>Parámetros calculados para las perforaciones</i>					
Número de perforaciones (n)	46	6	31	75	53
Número de perforaciones completas (n)	44	3	30	71	50
Número de perforaciones fallidas (n)	2	3	1	4	3
Tasa de éxito (SR)	0.96	0.5	0.97		
Efectividad de la presa (PE)	0.04	0.5	0.03		
Proporción de perforaciones múltiples	0	0	0	1	1

Tabla 1. Parámetros calculados en las muestras estudiadas. **Table 1.** Parameters calculated in the studied samples.

Los especímenes estudiados presentaron un 95 % de articulación, con un estado de preservación intermedio (con un grado alto a intermedio de disolución y un grado intermedio de deformación por compactación). Las muestras tomadas al azar no presentan una distribución normal. Cuando dichas muestras fueron comparadas entre sí, se encontraron diferencias significativas en las medianas del tamaño de valva (test Kruskal-wallis, $p=0.00001$). De acuerdo al test de comparaciones múltiples de Dunn, éstas muestras se pudieron agrupar en M1, M2 y M3, mientras que las muestras seleccionadas son M4 y M5. Los resultados de los estadísticos descriptivos y frecuencias de perforación fueron sintetizados en la tabla 1. Por otro lado, se realizó Tests de Wilcoxon cuyos resultados se detallan en la tabla 2.

Tipo de muestreo	N		Valvas no perf. vs valvas perf. (valor de p)	Valvas con perf. completas vs valvas con perf. incompletas (valor de p)
azar	123	M1	0.07018*	0.1935
azar	95	M2	0.3411	0.4
azar	507	M3	0.0003954*	0.001932*

Tabla 2. Test de Wilcoxon para comparar las alturas de las valvas en las diferentes muestras. Se indican los valores significativos de p con *. **Table 2.** Wilcoxon test to compare shells height in different samples. Significant p-values are indicated with *.

En las muestras M1, M2, M3 el tamaño de depredador (estimado a partir del diámetro externo de la perforación) no presentó diferencias significativas entre las tres muestras (test de Kruskal-Wallis, $p=0.5360191$). Para las muestras al azar, no se hallaron preferencias por ninguna de las valvas en ningún caso. Tampoco hubo selección de sitio de perforación. Por otro lado, existe sólo una correlación positiva entre tamaño del individuo y el de la perforación en la M3 ($n=41$; $R_s=0.43$). Para las muestras seleccionadas, tampoco existe preferencia por ninguna de las valvas. Si existe una preferencia por los sitios 2 y 5 en las valvas perforadas de M5 para *R. antarcticus*.

Los análisis tafonómicos indican que se trata de una concentración parautóctona, que ha sufrido poco transporte, y ha sido acumulada en un ambiente de baja a moderada energía. Los venéridos poseen relleno sedimentario igual al resto del estrato y no poseen signos de haber sido exhumados luego de su sepultamiento (Allison y Briggs, 1991). Las conchillas con estructuras de chalky y pitted observadas evidencian disolución moderada. Varios ejemplares con pocos signos de disolución presentan fragmentación en mosaico. Los ejemplares que han sufrido una disolución moderada a alta, poseen líneas de crecimiento plegadas y deformadas pero sin fracturas por lo que la disolución fue sincrónica al proceso de compactación, y por tanto, las valvas tuvieron un comportamiento plástico. Al analizar material suelto no se pudo evaluar la orientación de los ejemplares en planta, ni las características tafonómicas del afloramiento para poder comprender mejor el origen de la concentración estudiada.

Las frecuencia de perforaciones de natícididos sobre venéridos para la muestra M3 (9%) y M2 (3%) son similares a los ya reportados por Kelley *et al.* 1997 (2%) para el Eoceno de la Formación La Meseta así como de otras localidades (ver Kelley y Hansen, 2007). Werner *et al.* (2004) registraron, en los tramos superiores de Formación la Meseta, frecuencias de ataque de *Polinices* sp. sobre bivalvos del orden del 2.5% siendo levemente más bajos a los hallados en M3 (9%) y M2 (6%). Sin embargo, M1 no sigue la misma tendencia ya que presentó una frecuencia de perforación y una frecuencia de ataque más alta (alrededor de 24 % en ambos índices), es decir la intensidad de depredación es mayor. La tasa de éxito del depredador es alta, con más del 90% para M1 y M3, pero en M2 sólo alcanza el 50% (ver tabla 1). En tanto que la efectividad de la presa en escapar del depredador es muy baja (ver tabla 1). El tamaño de la presas parece ser un factor importante en la selección y éxito del depredador. Esto se evidencia en M2 con rangos de tamaños de valvas mayores (30 mm a 45 mm) asociado a tasas de éxito de predador mucho más bajos. Las muestras con tasas de éxito de predador más alta poseen rangos de tamaños de valvas menores tanto para M1 (20-40mm) como para M3 (10-35mm). Esto último concuerda con Vemeij (1987) que propone que los tamaños refugios de las presas se corresponden con tamaños mayores de presa que resisten el ataque del depredador. Tanto las comparaciones entre valvas perforadas y no perforadas (M1 y M3) como las de valvas con perforaciones completas e incompletas (M3) resultaron ser significativas (ver tabla 2). En ambos casos se evidencia una preferencia del tamaño de presa, es decir, se prefieren las presas de menor tamaño cuyo rango varía entre 10 y 35 mm. Asimismo, Chattopadhyay y Dutta (2013) observaron que los especímenes con perforaciones incompletas son mayores que los que tenían perforaciones completas. Estos autores sugieren un límite manipulable de la presa para tamaños específicos de depredadores, pasado este límite el depredador ya no tiene éxito. El tamaño de los depredadores estimado no muestra diferencias significativas entre las muestras seleccionadas al azar sin embargo se encontraron diferencias en la intensidad de depredación. En M1 donde los valores de frecuencia de perforación y de ataque son los más altos correspondiéndose con tamaños intermedios de valvas. Kingsley-Smith (2003) y autores allí citados también encontraron que la depredación por natícididos parece ser más intensa en valores medios de valvas. Argumentan que la mortalidad de los bivalvos inicialmente aumenta con el tamaño de presa hasta llegar a un máximo que representa el tamaño preferencial, luego la mortalidad disminuye progresivamente hacia los tamaños máximos de presa. Si bien no existe una fuerte correlación entre el diámetro externo de las perforaciones y el

tamaño de la presa, no es posible negar que sí exista una selección de la presa por parte del depredador. Algunos estudios experimentales han demostrado que aún en ataques viables a menudo se asocian a correlaciones débiles entre el diámetro externo de la perforación y el tamaño de la presa (Chattopadhyay and Baumiller, 2007, 2009). No fueron observadas preferencia por ninguna de las valvas. En este sentido algunos autores (*e.g.* Chattopadhyay y Dutta, 2013; Kingsley-Smith *et al.*, 2003) proponen que en casos de valvas simétricas esto no es esperado. Sí en cambio para valvas asimétricas, ya que se esperaría una preferencia debida a una mayor facilidad en la manipulación o por cuestiones relacionadas al costo de perforar una u otra valva (Fretter y Graham, 1994). Respecto a la selección del sitio de la perforación, en *R. antarcticus* se observa una preferencia por los sitios 2 y 5 que corresponden a las áreas del umbo y central, respectivamente. Esta selección puede asociarse a una mayor facilidad de manipulación durante la perforación de la presa y en la posición del músculo aductor (Chattopadhyay y Dutta 2013).

Por lo expuesto se concluye que: a) Respecto al éxito del depredador y la efectividad de la presa, podemos afirmar que el tamaño de la presas parece ser un factor importante en la selección y éxito del depredador. Son preferidas las presas de menor tamaño cuyo rango varía entre 10 y 35 mm. Además, en M1 los valores de frecuencia de perforación y de ataque (intensidad de predación) son los más altos y se corresponden con tamaños intermedios de valvas, b) Si bien no existe una fuerte correlación entre el diámetro externo de las perforaciones y el tamaño de la presa, no se descarta una posible selección por parte del depredador de la presa, c) No existe una preferencia del depredador por ninguna de las valvas, probablemente debido a que las mismas son simétricas en ambas especies analizadas y d) El depredador muestra preferencia por perforar el umbo y el centro de las valvas en *R. antarcticus*, probablemente asociada a una mejor manipulación de la presa.

Referencias

- Allison, P. A. y Briggs, D. E., 1991. Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record. Plenum, New York. 560pp.
- Chattopadhyay, D. y Baumiller, T. K., 2007. Drilling under threat: an experimental assessment of the drilling behavior of *Nucella lamellosa* in the presence of a predator. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 352 (1): 257-266.
- Chattopadhyay, D. y Baumiller, T. K., 2009. An experimental assessment of feedings rates of the muricid gastropod *Nucella lamellosa* and its effect on a cost-benefit analysis. *Journal of shellfish research*, 28(4): 883-889.
- Chattopadhyay, D. y Dutta, S., 2013. Prey selection by drilling predators: a case study from Miocene of Kutch, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 374: 187-196.
- Kingsley-Smith, P. R., Richardson, C. A. y Seed, R., 2003. Stereotypic and size-selective predation in *Polinices pulchellus* (Gastropoda: Naticidae) Risso 1826. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 295: 173–190.
- Kelley, P. H. y Hansen, T. A., 2007. A case for cannibalism: confamilial and conspecific predation by naticid gastropods, Cretaceous through Pleistocene of the United States Coastal Plain. In: Elewa, A. M. T. (ed.): *Predation in organisms*. Berlin: Springer, 151–170.
- Kelley, P. H., Thomann, C. D., Hansen, T. A., Aronson, R. B. y Blake, D. B., 1997. A world apart but not so different: predation by naticid gastropods in Antarctica and the US Gulf Coast during the Eocene. *Geological Society of America Abstract with Programs*, 29: 107.
- Kong, D., Lee, M. y Lee, S., 2015. Traces (ichnoespecies *Oichnus paraboloides*) of predatory gastropods on bivalve shells from the Seogwipo Formation, Jejudo, Korea. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 8: 330-336.
- Marenssi, S. A., 2006. Eustatically controlled sedimentation recorded by Eocene strata of the James Ross Basin, Antarctica. In: Francis, J. E., Pirrie, D. y Crame, J. A. (eds.): *Cretaceous-Tertiary high-latitude palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*. Special Publication of the Geological Society of London, 258: 125–133.
- Marenssi, S., Santillana, S. N. y Rinaldi, C. A., 1998. Paleoambientes sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), Isla Marambio (Seymour), Antártida. *Instituto Antártico Argentino, Contribución* 464: 1–51.
- Mondal, S., Goswami, P. y Bardhan, S., 2017. Naticid confamilial drilling predation through time. *Palaios*, 32: 278-287.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marenssi, S., Olivero, E., & Maestro, A. 2007. Nuevo mapa geológico escala 1: 20.000 de la Isla Marambio (mar de Weddell, Antártida). In: *Actas del VI Simposio Argentino y III Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas CD-ROM. Resumen Expandido: Vol. 8*.
- Montes, M., Nozal, F., Santillana, S., Marenssi, S., and Olivero, E. 2013. Mapa geológico de Isla Marambio (Seymour). Antártida; escala 1:20.000. 1ª edición. Serie Cartográfica
- Vermeij, G.J. 1987. *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 527pp.
- Werner, J. E., Blake, D. B., y Aronson, R. B., 2004. Effects of late Eocene cooling on Antarctic marine communities. *Boll. Geofís.*, 45(2): 262-65.