

ESTRUCTURAS DE BIOEROSIÓN EN MOLUSCOS MARINOS DE LA FORMACIÓN VILLA SORIANO (PLEISTOCENO TARDÍO-Holoceno) DE URUGUAY

NORA LORENZO & MARIANO VERDE

Departamento de Evolución de Cuenas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay. nlorenzo@fcien.edu.uy

RESUMO – É apresentada a descrição das estruturas bioerosivas registradas em conchas de moluscos marinhos da Formação Villa Soriano (Pleistoceno superior-Holoceno), Uruguai, bem como a análise dos parâmetros paleoecológicos dominantes durante a deposição. É verificada a preferência dos gastrópodos predadores por determinados sítios de perfuração nas conchas dos bivalvos. Foram identificados três icnogêneros: *Entobia* Bronn, 1838, *Caulostrepsis* Clarke, 1908 e *Oichnus* Bromley, 1981. *Entobia* indica a presença de esponjas cliônidas e *Caulostrepsis* a ocorrência de poliquetos perfuradores. *Entobia* indica, ainda, águas límpidas livres de sedimentos em suspensão. Por outro lado, *Oichnus* indica a predação por parte de gastrópodos sobre bivalvos e outros gastrópodos. O centro da concha de *Ostrea equestris* é o sítio preferido pelos predadores. Devido à posição de vida da espécie, a valva direita é a mais perfurada. Os gastrópodos mais prováveis como predadores de bivalvos de fundos duros são: *Urosalpinx cala*, *U. haneti* e *Thais haemastoma*. Já o predador mais provável dos bivalvos de fundos moles é *Natica isabelleana*.

Palabras claves: Bioerosão, Quaternário marinho, Uruguay, *Entobia*, *Caulostrepsis*, *Oichnus*.

ABSTRACT - BIOEROSION STRUCTURES ON MARINE MOLLUSCS FROM THE VILLA SORIANO FORMATION (LATE PLEISTOCENE-HOLOCENE) OF URUGUAY. Bioerosion structures found on marine molluscs of the Villa Soriano Formation (late Pleistocene-Holocene) of Uruguay are described, and the main paleoenvironmental parameters dominant during the depositional events are analyzed. The preference of the drilling site on the shell of the prey bivalves by predator gastropods is verified. Three ichnogenera were found: *Entobia* Bronn, 1838, *Caulostrepsis* Clarke, 1908 and *Oichnus* Bromley, 1981. *Entobia* records the presence of clionid sponges and *Caulostrepsis* the presence of boring polychaetes. *Entobia* is also an indicator of clean waters. On the other hand, *Oichnus* records the predation of gastropods on bivalves and other gastropods. The preferred site of the shell of *Ostrea equestris* by the predators is the center of the shell, and drills are more common on right valves, due to the life position of this species. Probable species of predators are *Urosalpinx cala*, *U. haneti* and *Thais haemastoma* on hard substrate prey species and *Natica isabelleana* on soft substrate prey species.

Key words: Bioerosion, marine Quaternary, Uruguay, *Entobia*, *Caulostrepsis*, *Oichnus*.

INTRODUCCIÓN

El término bioerosión, acuñado por Neumann (1966) como abreviatura de “biologic erosion”, se refiere a los procesos por los cuales animales, plantas y microorganismos esculpen o penetran superficies de sustratos duros. Dichos sustratos pueden ser tanto rocas como esqueletos de otros animales, plantas o algas, incluyendo desde huesos de dinosaurios hasta conchillas de moluscos (Bromley, 1994). Las perforaciones que se encuentran en este tipo de sustrato son estructuras bioerosivas, y son consecuencia del comportamiento de un organismo ya sea por hábitos de anclaje, raspado, depredación, o incluso porque viven dentro de él.

La primera mención para Uruguay sobre estructuras de bioerosión la realizó Teisseire (1930) al describir ostras

perforadas por moluscos litófagos, correspondientes a la Formación Camacho (Mioceno). Provenientes de la misma formación, Roselli (1938) describió “ostras perforadas y moldes externos de cárdidos con huellas de gusanos vivifurcados y arrollados”. Trabajos más recientes también mencionan icnofósiles de sustratos duros para dicha formación (Verde & Piñeiro, 1994; Sprechmann *et al.*, 1998; Verde, 2002; Verde, 2003a).

Con respecto a la Formación Villa Soriano, del Pleistoceno tardío – Holoceno (Preciozzi *et al.*, 1988), existen algunas menciones sobre icnofósiles, dos referentes a sustratos blandos (Verde, 1994; Verde, 2003b) y dos sobre icnofósiles de sustratos duros (Verde & Lorenzo, 1999; Verde, 2003b). Excepto por estas dos comunicaciones, no existen actualmente otras publicaciones sobre icnofósiles en sustratos duros de la Formación Villa Soriano.

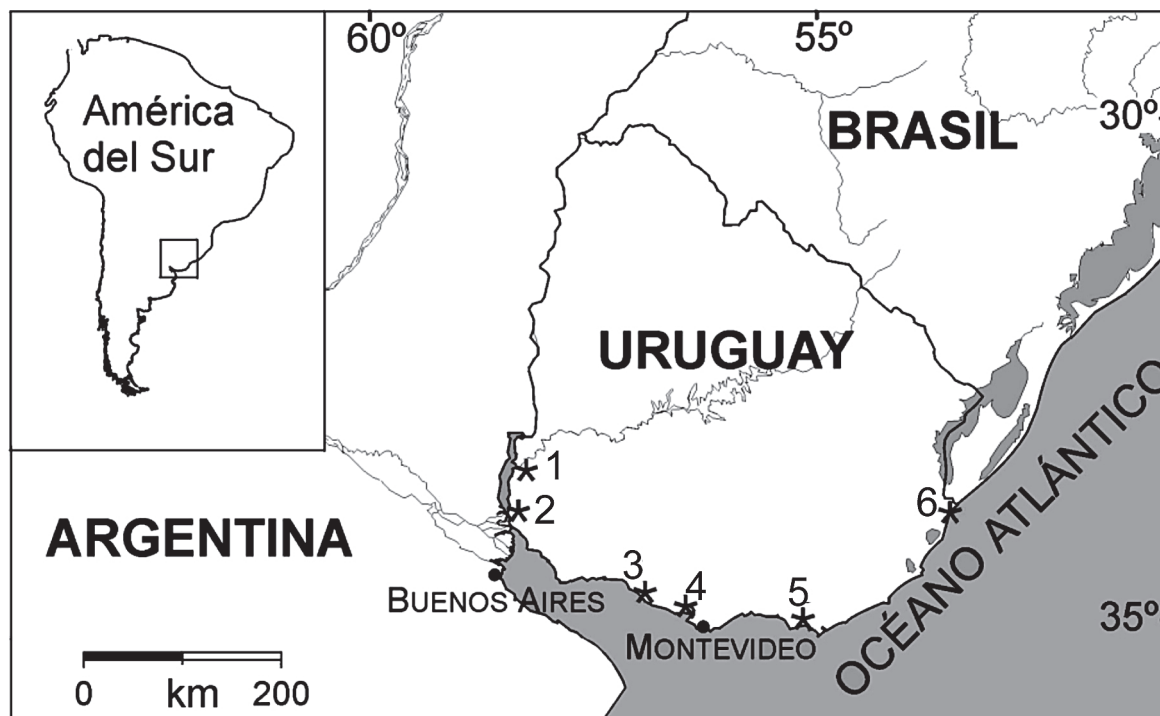


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades. 1. Cañada del Centro. 2. Puerto de Nueva Palmira. 3. Puerto Arazatí. 4. Playa Pascual. 5. Punta Rasa. 6. La Coronilla.

Figure 1. Location map of the localities. 1. Cañada del Centro. 2. Puerto de Nueva Palmira. 3. Puerto Arazatí. 4. Playa Pascual. 5. Punta Rasa. 6. La Coronilla.

El objetivo del presente trabajo es dar a conocer la icnología sistemática de estructuras bioerosivas que se encuentran en moluscos marinos pertenecientes a la formación ya mencionada y analizar los parámetros paleoecológicos dominantes durante la depositación de dicha unidad. También se verifica si existe o no preferencia del sitio de perforación sobre la conchilla de los bivalvos presa por parte de los gasterópodos depredadores.

GEOLOGÍA

La Formación Villa Soriano, de edad Pleistoceno tardío - Holoceno, se caracteriza por sedimentos de una gran variedad granulométrica que va desde arcillas en la base a arenas medias en el tope, y en menor cantidad gravilla, gravas y cantos. La potencia máxima aproximada para esta unidad es de 9 metros (Preciozzi *et al.*, 1988). Las distintas litologías se distribuyen groseramente en estratos, sin límites netos en la mayoría de los casos. Los clastos generalmente están redondeados y la selección es de regular a buena. El color de los sedimentos es en general gris, gris verdoso en las arcillas de base, pasando a pardo en las arenas del tope. Los sedimentos son friables, con algunos niveles más compactos en las zonas fosilíferas (Bossi & Navarro, 1991).

Las dataciones radiocarbónicas realizadas sobre moluscos permiten otorgarle una edad mínima a estos depósitos, por estar los resultados próximos a los límites de

resolución del método, de aproximadamente 35.500 ± 1.900 años (Martínez *et al.*, 2001); mientras que la edad más reciente es de 1.020 ± 130 años (Bracco & Ures, 1998).

En cuanto al contenido fosilífero, la Formación Villa Soriano presenta coquinas compuestas principalmente por restos de bivalvos y gasterópodos marinos o de aguas salobres. También se encuentran cnidarios, briozoarios, crustáceos, equinodermos, foraminíferos y restos de peces (Piñeiro & Verde, 1999; Piñeiro *et al.*, 1992). Las especies de moluscos bioerosionadas son: *Corbula lyoni*, *Glycymeris longior*, *Macra* sp., *Ostrea equestris*, *Mytilus edulis*, *Brachidontes darwinianus*, *Tegula patagonica*, *Crepidula aculeata* y *Thais haemastoma*, siendo *Ostrea equestris* la especie preferida por los perforadores.

Esta formación se atribuye al resultado de una o varias transgresiones marinas (Martínez *et al.*, 1998) que abarcaron todo el litoral del Río de la Plata y del Océano Atlántico de Uruguay, avanzando desigualmente sobre el continente hasta llegar a las cuencas de los ríos Uruguay y Negro (Bossi & Navarro, 1991).

Para este estudio se consideraron seis localidades a lo largo de la costa: Cañada del Centro en el Departamento de Soriano, Puerto de Nueva Palmira en el Departamento de Colonia, Puerto Arazatí y Playa Pascual en el Departamento de San José, Punta Rasa en el Departamento de Maldonado y La Coronilla en el Departamento de Rocha (Figura 1).

Las edades radiocarbónicas para La Coronilla y Puerto de Nueva Palmira son de 35.500 ± 1.900 a 29.500 ± 600

años, y de 34.600 ± 2.000 a 31.000 ± 1.200 años respectivamente. La primer datación se realizó sobre *Ostrea equestris* y *Macra isabelleana*, y la segunda sobre *Macra isabelleana* y *Anomalocardia brasiliana* (Martínez *et al.*, 2001). Otras edades radiocarbónicas indican que el resto de las localidades corresponden al Holoceno (Martínez, com. pers.).

Las columnas estratigráficas de las localidades de Puerto de Nueva Palmira y La Coronilla pueden consultarse en Martínez *et al.* (2001). El perfil de Cañada del Centro consiste en niveles de arenisca media a gruesa o gravilla, con moluscos sin orientación, presentándose en fragmentos grandes y pequeños, valvas desarticuladas, y unas pocas articuladas. Por otro lado, el afloramiento de Puerto Arazatí está formado por un metro de arcilla gris con un banco de *Ostrea equestris* de 20 cm de espesor, con alto porcentaje de ostras en posición de vida y valvas conjugadas. El nivel considerado de Playa Pascual es de pelita arenosa con muy buena preservación fosilífera, con varias especies de moluscos en posición de vida y valvas conjugadas. Por otra parte, en Punta Rasa el perfil estudiado está constituido por arena gruesa, grava y gravilla, moluscos con orientación caótica y valvas desarticuladas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron muestras tomadas de forma sistemática en el marco del Proyecto “Bioestratigrafía del Cuaternario del Sur del Uruguay” (CONICYT 1023). El muestreo consistió en la toma de dos muestras de 4 litros aproximadamente de sedimento del nivel fosilífero estudiado por cada localidad. Se observaron bajo lupa binocular las conchillas, determinando los icnogéneros presentes en cada una de las localidades. Dichas trazas fósiles fueron además clasificadas de acuerdo a las categorías etológicas de Seilacher (1953), modificada luego por diversos autores (ver Bromley, 1996). Los ejemplares de bivalvos y gasterópodos se encuentran depositados en la colección del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias (FC-DP) de Montevideo, Uruguay.

Se cuantificaron en forma relativa las estructuras de bioerosión con respecto a la superficie de las conchillas, estableciéndose para ello tres categorías (escaso, abundante y muy abundante) para el caso de *Caulostrepsis*, estructura generada por endolitos (organismos que viven dentro de sustratos duros; Bromley, 1994). La categoría “escaso” corresponde a las conchillas con menos del 10 % de su superficie ocupada por las perforaciones, la categoría “abundante” entre el 10 y el 50 % de la superficie de la conchilla ocupada por las trazas y la categoría “muy abundante” conchillas con más del 50 % de la superficie ocupada por las perforaciones.

Para las perforaciones causadas por depredación (*Oichnus*), se subdividió la superficie de las conchillas de los bivalvos en nueve sectores, método usado por Kelley (1988) (Figura 2). Para las conchillas de gasterópodos se

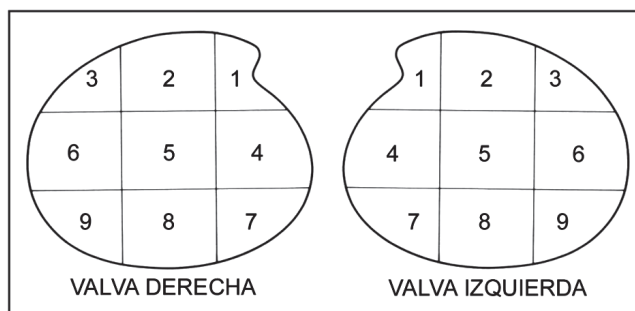


Figura 2. Sectores de la conchilla para un bivalvo generalizado (modificado de Kelley, 1988).

Figure 2. Sectors of the shell of a generalized bivalve (modified from Kelley, 1988).

siguió el método de zonación utilizado por Batllori & Martinell (1992): con la abertura hacia delante y con respecto al eje de enrollamiento, se divide en zona derecha e izquierda, subdividiéndose a su vez ambas en subzonas anterior y posterior, numerándose las vueltas a partir de la última. Para el caso del gasterópodo *Crepidula aculeata*, debido a su forma similar a un bivalvo, se contabilizaron las perforaciones por sectores como si fuera una valva izquierda. Además se midieron los diámetros mayor (D) y menor (d) de los ejemplares del icnogénero *Oichnus*. En la mayoría de los casos D corresponde al diámetro externo y d al diámetro interno, excepto en el individuo FC-DP 3778c donde la perforación fue realizada desde la cara interna de la valva. Se calculó la razón d/D, que varía entre 0 y 1, para determinar si las perforaciones eran funcionales o no funcionales siguiendo a Kitchell *et al.* (1986). Estos autores diferencian tres tipos de perforaciones: a) completa o funcional, donde la razón diámetro interno/diámetro externo > 0.5, b) no funcional, donde la razón diámetro interno/diámetro externo < 0.5 y c) incompleta, donde la conchilla no llega a ser perforada completamente.

Para el bivalvo *Ostrea equestris*, por ser la especie con más ejemplares perforados, se analizó la existencia de preferencias por el sitio de perforación por depredación. Se formuló la hipótesis nula que estas perforaciones estaban distribuidas al azar en la superficie de la conchilla. Para esto se asignó la probabilidad de perforación de 0.12 en los sectores 2, 4, 5, 6, y 8 y la probabilidad de perforación de 0.10 en los sectores 1, 3, 7, y 9 (Figura 2), proporcional al área de cada sector, como lo realizaran Anderson *et al.* (1991). Las diferencias entre las frecuencias de perforación esperadas y observadas se contrastó con un test χ^2 de Pearson (Steel & Torrie, 1988).

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

Icnogénero *Entobia* Bronn, 1838

Diagnosis. Perforaciones en sustratos carbonáticos, compuestas por una única cámara o varias cámaras unidas por una red de galerías conectada a la superficie por numerosas aberturas (Bromley & D'Alessandro, 1984).

Entobia isp.
Figura 3A-B

Material. FC-DP 3627, 3628, y lotes FC-DP 3762, 3764, 3769, 3771, 3777.

Procedencia. Puerto de Nueva Palmira, Puerto Arazatí, Playa Pascual, Punta Rasa y La Coronilla.

Descripción. Estructura de bioerosión en forma de red compuesta por cámaras subesféricas en la mayoría de los casos, de diámetro entre 0,83 y 1,67 mm, unidas por galerías subcilíndricas de diámetro entre 0,13 y 0,33 mm, y conectada a la superficie por numerosas aberturas subcirculares de diámetro entre 0,1 y 0,5 mm. Algunos ejemplares presentan escasas cámaras de forma cilíndrica.

Comentarios. Corresponde a trazas de habitación, domichnia, es decir que los organismos causantes de dicha estructura (endolitos) explotaron el sustrato con fines de protección, viviendo alojados en las conchillas de los moluscos. En este caso los organismos perforadores fueron esponjas cliónidas (Bromley & D'Alessandro, 1984). Este icnotaxón no fue cuantificado debido a su naturaleza no discreta, y a que generalmente ocupa toda la superficie de la conchilla del molusco sustrato. De acuerdo a la clasificación de seis icnogremios de Bromley & Asgaard (1993) para sustratos duros, la cual refleja el comportamiento del organismo perforador, el grupo trófico al que pertenece, la capa del sustrato que ocupa la traza, y la forma de la misma, se puede ubicar a este icnofósil dentro del icnogremio III (IG-III). El IG-III caracteriza el grupo de trazas fósiles generadas por esponjas suspensívoras que ocupaban el mismo nicho ecológico en una paleocomunidad, e incluye a todas las icnoespecies de *Entobia*. Este icnogénero no muestra preferencias ambientales especiales, excepto por aguas libres de sedimento en suspensión (Bromley, 1994).

Icnogénero *Caulostrepsis* Clarke, 1908

Diagnosis. Perforaciones con entrada única y presencia de "bolsillo" ("pouch") producido por la curvatura de la galería en forma de U. Estructuras más complejas pueden ser producidas por el desarrollo de lóbulos múltiples en el mismo plan básico en forma de U. Los bordes pueden ser claramente visibles a través de su longitud y estar conectados por una lámina en forma de aspa, o pueden fusionarse y producir un "bolsillo" oval o achatado carente de esa lámina. La forma de la sección transversal varía de subcircular, oval achatada, elíptica o en forma de ocho, a halteriforme (Bromley & D'Alessandro, 1983).

Caulostrepsis taeniola Clarke, 1908
Figura 3C

Material. FC-DP 3629, 3630, 3773, 3774, y lotes FC-DP 2413, 2416, 3761, 3765, 3767, 3768, 3770, 3772, 3775, 3776.

Procedencia. Cañada del Centro, Puerto Nueva Palmira, Puerto Arazatí, Playa Pascual, Punta Rasa y La Coronilla.

Descripción. Estructura de bioerosión compuesta por una galería en forma de U, con abertura en forma de ocho o halteriforme. Algunos ejemplares presentan "bolsillo" con lámina entre los bordes y otros carecen de ésta.

Comentarios. Corresponde a la categoría etológica domichnia y registra la presencia de poliquetos; al igual que las esponjas cliónidas, sus fósiles de cuerpo no fueron registrados en esta unidad debido a su bajo potencial de esta estructura de bioerosión se ubica principalmente en la cara externa de las conchillas, estando en mayor proporción en la valva derecha. Unos pocos ejemplares presentan este fosilización. Para la especie *Ostrea equestris* se obtuvieron los resultados que se muestran en la Tabla 1. Se observa que tipo de estructura en ambas caras de la conchilla. Por otro lado, de las tres categorías creadas para la cuantificación relativa de este icnotaxón, la mayoría de ejemplares está en la categoría "escaso", en segundo lugar la categoría "abundante" y en tercer lugar la categoría "muy abundante". En cuanto a la clasificación de icnogremios, este icnofósil queda incluido dentro del IG-IV (Bromley & Asgaard, 1993): grupo de trazas fósiles generadas por "gusanos" detritívoros, carnívoros o suspensívoros; e incluye a todas las icnoespecies de *Caulostrepsis* junto a otros dos icnogéneros (*Trypanites* y *Maeandropolydora*) no hallados en las localidades estudiadas. Esta traza no es evidencia de un ambiente particular.

Tabla 1. Número de valvas de *Ostrea equestris* por categoría del icnogénero *Caulostrepsis*. CI, cara interna. CE, cara externa; AC, ambas caras; T, total.

Table 1. Number of valves of *Ostrea equestris* per category of the ichnogenus *Caulostrepsis*. CI, inner face; CE, external face; AC, both faces.

LOCALIDADES	VALVA DER			VALVA IZQ			T
	CI	CE	AC	CI	CE	AC	
CAÑADA DEL CENTRO							
ESCASO	0	21	2	0	8	0	31
ABUNDANTE	0	1	0	0	0	0	1
MUY ABUNDANTE	0	0	0	0	0	0	0
PUERTO NUEVA PALMIRA							
ESCASO	0	14	0	0	3	0	17
ABUNDANTE	0	0	0	0	0	0	0
MUY ABUNDANTE	0	0	0	0	0	0	0
PUERTO ARAZATÍ							
ESCASO	0	15	0	0	16	0	31
ABUNDANTE	0	2	0	0	0	0	2
MUY ABUNDANTE	0	1	0	0	0	0	1
PLAYA PASCUAL							
ESCASO	0	9	0	0	11	0	20
ABUNDANTE	0	5	0	0	5	0	10
MUY ABUNDANTE	0	2	0	0	3	0	5
PUNTA RASA							
ESCASO	0	31	1	0	14	1	47
ABUNDANTE	0	21	2	0	14	2	39
MUY ABUNDANTE	0	9	0	0	4	1	14
LA CORONILLA							
ESCASO	0	8	0	0	16	0	24
ABUNDANTE	0	5	0	0	3	1	9
MUY ABUNDANTE	0	0	0	0	2	0	2
TOTALES	0	144	5	0	99	5	253

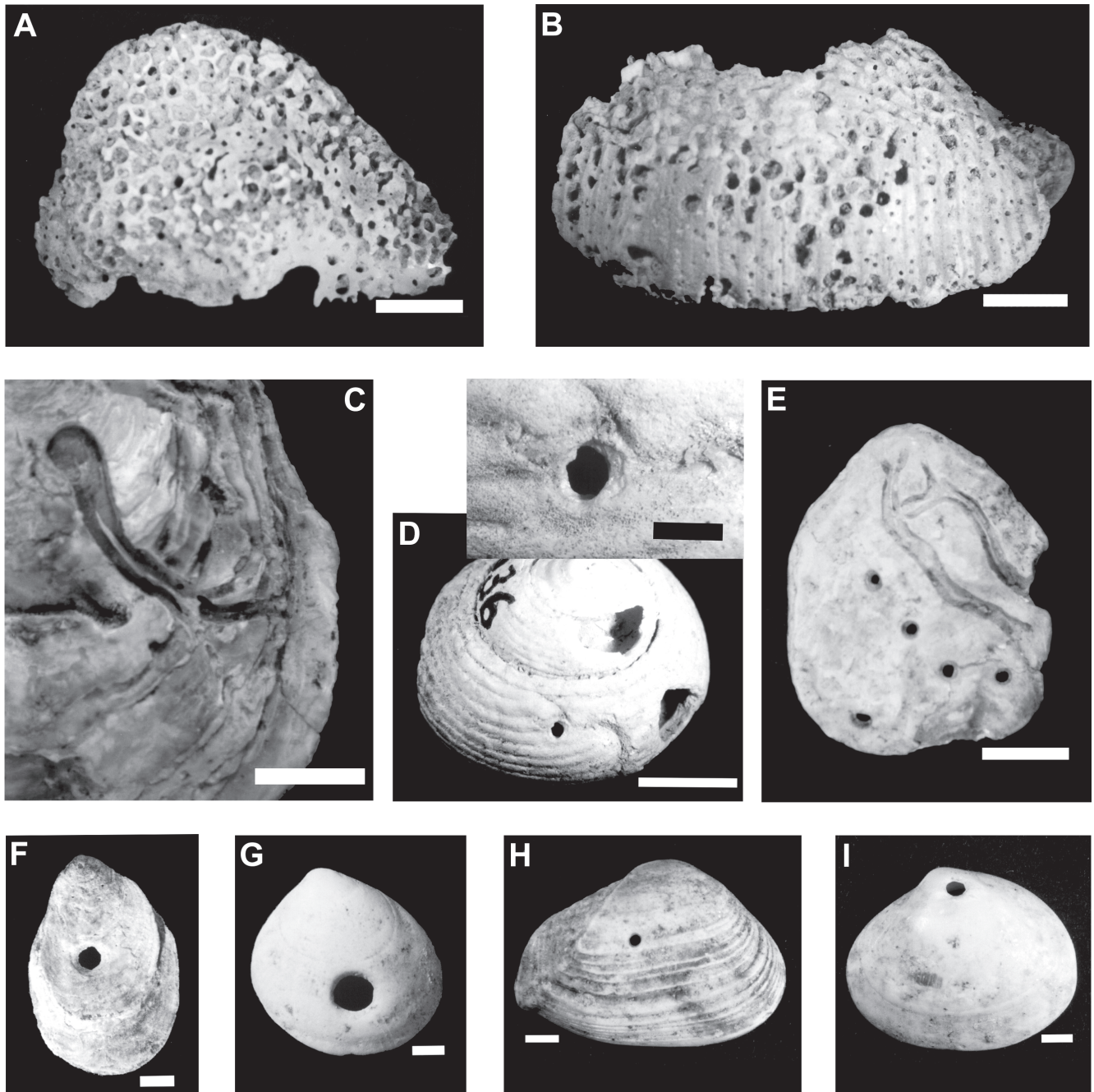


Figura 3. A. *Ostrea equestris*, FC-DP 3764, con *Entobia*. B. *Thais haemastoma*, FC-DP 3628, con *Entobia*. C. *Ostrea equestris*, FC-DP 3630, con *Caulostrepsis*. D. *Tegula patagonica*, FC-DP 3636, con *Oichnus* y vista ampliada de la perforación. E. *Ostrea equestris*, FC-DP 3635, con cinco ejemplares de *Oichnus* y *Caulostrepsis*. F. *Ostrea equestris*, FC-DP 2892, con *Oichnus*. G. *Glycymeris longior*, FC-DP 3631, con *Oichnus*. H. *Corbula Lyon*, FC-DP 3632, con *Oichnus*. I. *Mactra* sp., FC-DP 3633, con *Oichnus*. Escala: A-E = 5 mm, F-I = 1 mm.

Figure 3. A. *Ostrea equestris*, FC-DP 3764, with *Entobia*. B. *Thais haemastoma*, FC-DP 3628, with *Entobia*. C. *Ostrea equestris*, FC-DP 3630, with *Caulostrepsis*. D. *Tegula patagonica*, FC-DP 3636, with *Oichnus* and amplified view of the borehole. E. *Ostrea equestris*, FC-DP 3635, with five *Oichnus* and *Caulostrepsis* boreholes. F. *Ostrea equestris*, FC-DP 2892, with *Oichnus*. G. *Glycymeris longior*, FC-DP 3631, with *Oichnus*. H. *Corbula lyoni*, FC-DP 3632, with *Oichnus*. I. *Mactra* sp., FC-DP 3633, with *Oichnus*. Scale bar: A-E = 5 mm, F-I = 1 mm.

Diagnosis. Perforaciones circulares a subcirculares de origen biológico, producidas sobre sustratos esqueléticos. La perforación atraviesa el sustrato cuando éste es una conchilla fina; de lo contrario termina dentro de él como una depresión, o como una perforación corta y subcilíndrica (Bromley, 1981).

Figura 3D-I

Material. FC-DP 3631-3637, y lotes FC-DP 2450, 2892, 3763, 3766, 3778.

Procedencia. Cañada del Centro, Puerto Nueva Palmira, Punta Rasa y La Coronilla.

Descripción. Perforaciones de sección circular o subcircular, con su eje de penetración más o menos perpendicular a la superficie del sustrato. Del análisis de 71 ejemplares se obtuvo que el diámetro mayor (externo) oscila entre 0,30 y 3 mm (media: 1,27; desvío estándar: 0,48); y el diámetro menor (interno) entre 0,17 y 2,23 mm (media: 0,85; desvío estándar: 0,36) (Figura 4). En la mayoría de los casos se observan bordes biselados producto de la diferencia entre los diámetros internos y externos.

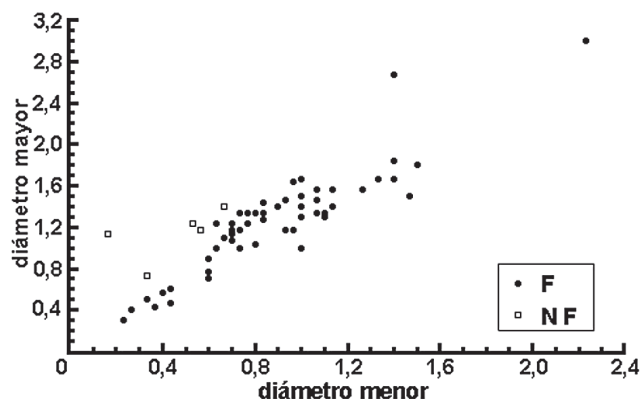


Figura 4. Diámetro mayor vs. diámetro menor de *Oichnus*. F, perforación funcional; NF, perforación no funcional.

Figure 4. Major diameter vs. minor diameter of *Oichnus*. F, functional borehole; NF, nonfunctional borehole.

Comentarios. Estos icnofósiles fueron hallados en cuatro de las localidades estudiadas, estando en una de ellas representado por un único ejemplar (Cañada del Centro). Corresponden a la categoría de trazas de depredación, praedichnia, y los organismos perforadores para los ejemplares estudiados son gasterópodos murícidos y/o naticidos. Dentro de la clasificación de icnogremios, este icnotaxón queda incluido en el IG-VI (Bromley & Asgaard, 1993): trazas de depredación. *Oichnus* tampoco es evidencia de un ambiente particular; es principalmente un indicador de aspectos comportamentales de los gasterópodos depredadores, y registra relaciones interespecíficas entre estos depredadores y los bivalvos o gasterópodos presa.

En la localidad Puerto de Nueva Palmira, todos los ejemplares de *Oichnus* se encontraron en valvas derechas de *Ostrea equestris*, excepto uno que se encontró en una valva derecha de *Anomalocardia brasiliana*. En Punta Rasa estas perforaciones se encontraron sobre varias especies de moluscos, lo cual se detalla en la Tabla 2. En La Coronilla, sólo se encontraron sobre valvas de *Ostrea equestris*.

Tabla 2. Número de perforaciones del icnogénero *Oichnus* por sector de la conchilla para los diferentes moluscos sustrato de la localidad Punta Rasa. ANT, anterior; DER, derecha; IZQ, izquierda; POS, posterior.

Table 2. Number of *Oichnus* boreholes per sector of the shell of the different substrate mollusks of the Punta Rasa locality. ANT, anterior; DER, right; IZQ, left; POS, posterior.

bivalvos		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Corbula lyoni	der					1				
	izq								1	
Glycymeris longior	der.									
	izq.					1				
	izq					1				
Mactra sp.	der		1							
	izq		2							
Ostrea equestris	der		1			2		1	2	2
	izq									
	frag					4				
Mytilus edulis	frag					1				
Brachidontes darwinianus	frag					1				
gasterópodos		ZONA DERECHA				ZONA IZQUIERDA				
		ANT		POS		ANT		POS		
Tegula	1ª vuelta	0		3		1		0		
patago-	2ª vuelta	1		2		0		0		
nica	3ª vuelta	1		0		0		0		
Crepidula aculeata		Como si fuera una valva izquierda: 1 en sector 2, 1 en sector 5 y 1 en sector 6.								

Tabla 3. Número de perforaciones del icnogénero *Oichnus* por sector de la conchilla en *Ostrea equestris* para las localidades de Puerto de Nueva Palmira, Punta Rasa y La Coronilla. VD, valva derecha; VI, valva izquierda.

Table 3. Number of *Oichnus* boreholes per sector of *Ostrea equestris* shell at Puerto de Nueva Palmira, Punta Rasa and La Coronilla localities. VD, right valve; VI, left valve; T, total.

SECTOR	VD	VI.	T
1	0	0	0
2	4	1	5
3	1	0	1
4	6	3	9
5	12	3	15
6	4	0	4
7	1	0	1
8	5	1	6
9	4	1	5
TOTAL	37	9	46

Ostrea equestris fue considerado aparte (Tabla 3) por ser el molusco sustrato donde se observó la mayoría de estas perforaciones, en las tres localidades con más de un ejemplar de *Oichnus*. La Figura 5C muestra el número de perforaciones por sector de las valvas derechas de *Ostrea equestris* para las tres localidades. Para La Coronilla, por ser la localidad con la mayor cantidad de *Oichnus*, se presenta un histograma para las valvas izquierdas y otro para las valvas derechas (Figura 5).

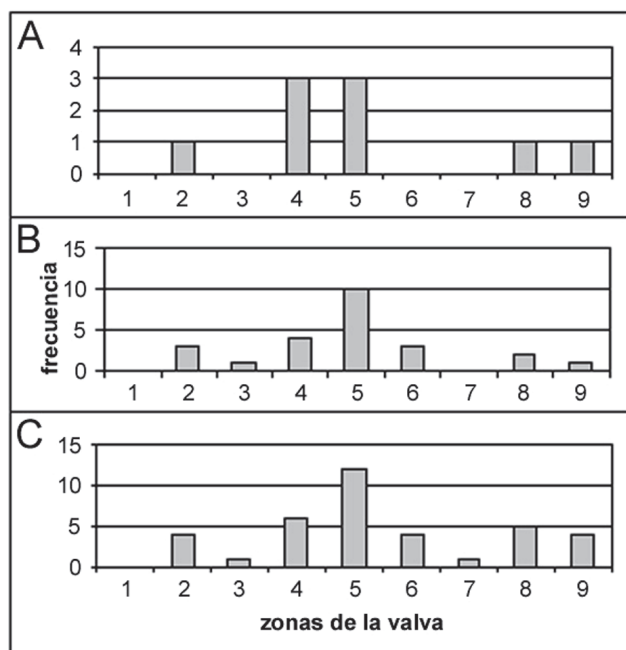


Figura 5. A. Histograma de frecuencia de *Oichnus* en valvas izquierdas de *Ostrea equestris*, localidad La Coronilla. B. Histograma de frecuencia de *Oichnus* en valvas derechas de *Ostrea equestris*, localidad La Coronilla. C. Histograma de frecuencia de *Oichnus* en valvas derechas de *Ostrea equestris*, localidades Puerto Nueva Palmira, Punta Rasa y La Coronilla.

Figure 5. A. Frequency histogram of *Oichnus* in left valves of *Ostrea equestris*, La Coronilla locality. B. Frequency histogram of *Oichnus* in right valves of *Ostrea equestris*, La Coronilla locality. C. Frequency histogram of *Oichnus* in right valves of *Ostrea equestris*; Puerto Nueva Palmira, Punta Rasa and La Coronilla localities.

En cuanto a la cantidad de perforaciones hay que destacar que se contabilizaron no sólo las conchillas con una única perforación, sino que también fueron tenidas en cuenta las conchillas con anomalías (Kitchell *et al.*, 1986), tales como perforaciones múltiples y/o perforaciones incompletas.

Como ejemplo de estas anomalías se observó en la muestra de Punta Rasa, una valva derecha de *Ostrea equestris* con cinco perforaciones (Figura 3E), un ejemplar de *Crepidula aculeata* con tres, uno de *Tegula patagonica* con dos y otro de *T. patagonica* con una perforación incompleta. También se registró para esta localidad un ejemplar de *Mytilus edulis* con una perforación cuyo diámetro mayor se encuentra en la cara interna. En la muestra de La Coronilla se observó una valva derecha de *Ostrea equestris* con dos perforaciones (una completa y una incompleta), una valva derecha con una incompleta, dos valvas izquierdas con una perforación in-

completa cada una y un fragmento con dos (una completa y una incompleta).

Con respecto al estudio de la preferencia por el sitio de perforación de la conchilla, el test χ^2 realizado para los datos totales de *Ostrea equestris* (Tabla 4) permitió rechazar la hipótesis nula ($\chi^2_8 = 29,25$; $P < 0,001$) de una frecuencia de perforación proporcional al área de cada sector de la conchilla. Por lo tanto, se aceptó la hipótesis alternativa sobre la existencia de una preferencia por el sitio de perforación. Al analizar el aporte al valor de χ^2 de cada una de las clases, se observa que los sectores con mayor alejamiento a lo esperado, y mayor valor de χ^2 , son el 5 y el 1, correspondiendo a desvíos positivo y negativo respectivamente. Esto se traduce en una marcada preferencia por el sector 5 y un rechazo por el sector 1.

Tabla 4. Valores de χ^2 para el total de *Oichnus* en *Ostrea equestris*. E, valores esperados; O, valores observados; P, perforaciones por sector.

Table 4. χ^2 values for the total of *Oichnus* in *Ostrea equestris*. E, expected values; O, observed values; P, boreholes per sector.

SECTOR	P	O	E	O - E	χ^2
1	0,1	0	4,6	-4,6	4,6000000
2	0,12	5	5,52	-0,52	0,0489855
3	0,1	1	4,6	-3,6	2,8173913
4	0,12	9	5,52	3,48	2,1939130
5	0,12	15	5,52	9,48	16,2808696
6	0,12	4	5,52	-1,52	0,4185507
7	0,1	1	4,6	-3,6	2,8173913
8	0,12	6	5,52	0,48	0,0417391
9	0,1	5	4,6	0,4	0,0347826
Totales		46			29,2536232

χ^2 total	29,2536232
g.l.	8
P(azar)	0,000286183

DISCUSIÓN

Los depósitos fosilíferos estudiados difieren mucho entre sí en sus características sedimentológicas, fosilíferas y tafonómicas, impidiendo obtener un perfil estratigráfico tipo representativo de la Formación Villa Soriano en su conjunto. Este hecho se agrava además por la naturaleza parcheada de los afloramientos y la falta de especies con valor estratigráfico, lo que impide una correlación precisa entre ellos. A pesar de que se dispone de dataciones absolutas, son necesarios más datos para confeccionar una columna ideal. *Caulostrepsis*, al encontrarse mayoritariamente en la cara externa pero también en ambas caras de la conchilla, estaría indicando que los organismos perforadores hicieron uso de ese sustrato principalmente en vida del animal y, en menor grado, después de la muerte del mismo. Este patrón de distribución de las perforaciones, en especial para la localidad

de Punta Rasa, es coherente con los atributos tafonómicos descriptos por Piñeiro *et al.* (1992) para esa localidad: conchillas desarticuladas, fragmentadas, abradidas y sin orientación definida.

Para *Oichnus*, el sitio de perforación en *Ostrea equestris* preferido por los depredadores, el sector 5 (centro de la conchilla), coincide con los resultados de otros trabajos hechos con otras especies de bivalvos (Kelley, 1988; Anderson *et al.*, 1991; Gordillo, 1994). Generalmente, del lado interno de la conchilla en el sector 5 de estas ostras se encuentra la cicatriz del músculo aductor, por lo cual podría sugerirse que esta preferencia de sitio por parte de los depredadores sería para acceder directamente a este músculo. Este comportamiento permitiría que el músculo aductor se relaje y así se abran las valvas de la presa facilitando la ingesta de la misma, como Cortez *et al.* (1998) lo registraron en depredación de pulpos sobre bivalvos. Según Kabat (1990), los factores que influyen en la posición de las perforaciones son: los tamaños relativos del depredador y la presa, el espesor de la conchilla y la ornamentación de la presa, y otros factores relacionados con la manipulación de la presa. Para varios autores (Kelley, 1988; Kitchell *et al.*, 1986; Anderson *et al.*, 1991; Kingsley-Smith *et al.*, 2003), el comportamiento de los gasterópodos perforadores es estereotipado.

Por otro lado, los escasos materiales de gasterópodos perforados no permiten apreciar ninguna preferencia clara sobre el sitio de perforación.

Tanto para *Caulostrepsis* como para *Oichnus*, la mayoría de las perforaciones se encontraron en valvas derechas. Esto se debe a que el bivalvo sustrato, *Ostrea equestris*, es inequivalvo, teniendo la valva izquierda más grande y gruesa que la derecha, y al fijarse por la primera, queda la derecha más expuesta.

Las conchillas con perforaciones múltiples son consideradas anomalías porque en general las presas de los gasterópodos exhiben una única perforación completa y funcional que demuestra una depredación con éxito. Existen diferentes explicaciones según Kitchell *et al.* (1986) para las perforaciones múltiples: a) la presa fue atacada simultáneamente por más de un depredador; b) la conchilla de la presa ya perforada fue nuevamente perforada después de haber sido consumida la presa; c) abrasión del material de la conchilla en una perforación incompleta; d) la presa escapa pasivamente por interrupción accidental del proceso de depredación después de realizada la perforación, pero antes de iniciada la ingesta; e) la presa escapa activamente de la depredación después de completada la perforación, pero antes de iniciada la ingesta.

Además de haber conchillas con perforaciones múltiples, se encontró un ejemplar de *Mytilus edulis* con una perforación cuyo diámetro mayor se encuentra en la cara interna, lo cual estaría indicando que la perforación fue realizada desde adentro. En este caso en particular, el gasterópodo depredador no pudo diferenciar entre presas vivas o muertas; otros casos similares de este tipo de comportamiento han sido documen-

tados en el registro fósil (Pek & Mikuláš, 1996). Para poder inclinarse por una de las explicaciones para las perforaciones múltiples, es necesario contar con más ejemplares con este tipo de anomalías y realizar un estudio detallado de las mismas, lo cual se escapa de los objetivos del presente trabajo.

En dos de las localidades estudiadas se hallaron ejemplares de gasterópodos carnívoros, que pueden ser considerados como potenciales autores de *Oichnus*. Estas especies de gasterópodos son *Urosalpinx cala*, *U. haneti* y *Natica isabelleana* para la localidad de Punta Rasa, y *Thais haemastoma* para la localidad de Puerto de Nueva Palmira. *U. cala*, *U. haneti* y *T. haemastoma* son murícidos habitantes de fondos duros, mientras que *N. isabelleana* es un natícido habitante de fondos blandos (Rios, 1994). Teniendo en cuenta los hábitos de vida de los gasterópodos, como lo hicieron Pastorino & Ivanov (1996), podríamos inferir que estos murícidos son los potenciales depredadores sobre presas de fondos duros (*Ostrea equestris*, *Tegula patagonica*, *Crepidula aculeata*, *Mytilus edulis* y *Brachidontes darwinianus*), mientras que la especie de natícido encontrada en estos sedimentos sería el potencial depredador de presas de fondos blandos (*Glycymeris longior*, *Mactra* sp., *Corbula lyoni*).

CONCLUSIONES

Entobia y *Caulostrepsis* registran de forma indirecta la presencia de esponjas cliónidas y poliquetos perforadores respectivamente, los cuales no han sido hallados como fósiles de cuerpo debido a su bajo potencial de fosilización.

Entobia es además indicador de aguas límpidas, libres de sedimentos en suspensión.

Oichnus documenta la relación depredador-presa de gasterópodos carnívoros, posiblemente *Urosalpinx cala*, *U. haneti* y *Thais haemastoma* sobre bivalvos y otras especies de gasterópodos que habitan en fondos duros, y *Natica isabelleana* sobre bivalvos y gasterópodos de fondos blandos.

El sector de la conchilla de *Ostrea equestris* preferido por los depredadores es el sector 5, debido probablemente a la ubicación del músculo aductor en ese sitio. La valva más perforada es la derecha, debido a la posición de vida de esta especie.

AGRADECIMIENTOS

A Sergio Martínez, responsable del Proyecto "Bioestratigrafía del Cuaternario del Sur del Uruguay" (CONICYT 1023) por el préstamo de las muestras estudiadas y por las sugerencias brindadas. A Matías Arim por el asesoramiento en el análisis estadístico. A la Sección Entomología del Departamento de Biología Animal de la Facultad de Ciencias por facilitar el uso de una lupa con ocular micrométrico. A los dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias y aportes al manuscrito.

REFERENCIAS

- Anderson, L.C.; Geary, D.H.; Nehm, R.H. & Allmon, W.D. 1991. A comparative study of naticid gastropod predation on *Varicorbula caloosae* and *Chione cancellata*, Plio-Pleistocene of Florida, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**:29-46.
- Batllore, J. & Martinell, J. 1992. Actividad predatora en moluscos del Mioceno del Penedès (Catalunya). *Revista Española de Paleontología*, **7**(1):24-30.
- Bossi, J.C. & Navarro, R. 1991. *Geología del Uruguay*. Montevideo, Depto. de Publicaciones, Universidad de la República, 970 p.
- Bracco, R. & Ures, C. 1998. Las variaciones del nivel del mar y el desarrollo de las culturas prehistóricas del Uruguay. In: CONGRESO URUGUAYO DE GEOLOGÍA, 2, 1998. *Actas*, Punta del Este, p. 16-20.
- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geológica Hispánica*, **16**(1-2):55-64.
- Bromley, R.G. 1994. The palaeoecology of bioerosion. In: S.K. Donovan. (ed.) *The palaeobiology of trace fossils*, Chichester, John Wiley & Sons. p. 134-154.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy and applications*. 2^a ed. London, Chapman & Hall, 361 p.
- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos*, **2**:93-116.
- Bromley, R.G. & D'Alessandro, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenes *Caulostrepsis* and *Maeandropolydora*. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **89**(2):283-309.
- Bromley, R.G. & D'Alessandro, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **90**(2):227-296.
- Bronn, H.G. 1838. *Lethaea Geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. Stuttgart, Schweizerbart, v. 2, p. 673-1350.
- Clarke, J.M. 1908. The beginnings of dependent life. *New York State Museum Bulletin*, **121**:146-169.
- Cortez, T.; Castro, B.G. & Guerra, A. 1998. Drilling behaviour of *Octopus mimus* Gould. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **224**:193-203.
- Gordillo, S. 1994. Perforaciones en bivalvos subfósiles y actuales del Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Ameghiniana*, **31**(2):177-185.
- Kabat, A.R. 1990. Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. *Malacología*, **32**(1):155-193.
- Kelley, P.H. 1988. Predation by Miocene gastropods of the Chesapeake Group: stereotyped and predictable. *Palaios*, **3**:436-448.
- Kingsley-Smith, P.R.; Richardson, C.A. & 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.
- Kitchell, J.A.; Boggs, C.H.; Rice, J.A.; Kitchell, J.F.; Hoffman, A. & Martinell, J. 1986. Anomalies in naticid predatory behavior: a critique and experimental observations. *Malacología*, **27**(2):291-298.
- Martínez, S.; Ubilla, M.; Verde, M.; Perea, D.; Guèrèquiz, R. & Piñeiro, G. 1998. Geocronología, tafonomía y paleoecología de asociaciones de moluscos del Cuaternario marino del Uruguay. In: CONGRESO URUGUAYO DE GEOLOGÍA, 2, 1998. *Actas*, Punta del Este, p. 194.
- Martínez, S.; Ubilla, M.; Verde, M.; Perea, D.; Rojas, A.; Guèrèquiz, R. & Piñeiro, G. 2001. Paleoeecology and geochronology of Uruguayan coastal marine Pleistocene deposits. *Quaternary Research*, **55**:246-254.
- Neumann, A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, **11**:92-108.
- Pastorino, G. & Ivanov, V. 1996. Marcas de predación en bivalvos del Cuaternario marino de la costa de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Iberus*, **14**(1):93-101.
- Pek, I. & Mikuláš, R. 1996. The ichnogenus *Oichnus* Bromley, 1981 - predation traces in gastropod shells from the Badenian in the vicinity of Èeská Tøebová (Czech Republic). *Vestník Èeského geologického ústavu*, **71**(2):107-120.
- Piñeiro, G. & Verde, M. 1999. Osteología y paleoecología de Sciaenidos (Teleostei, Perciformes) de la Formación Villa Soriano (Holoceno) de Uruguay. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **4**(6):19-27.
- Piñeiro, G.; Scarabino, F. & Verde, M. 1992. Una nueva localidad fosilífera del Holoceno marino de Uruguay (Punta Rasa, Departamento de Maldonado). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, Vol. 7, 2da. época:61-62.
- Preciozzi, F.; Spoturno, J.; Heinzen, W. & Rossi, P. 1988. *Memoria Explicativa de la Carta Geológica del Uruguay a la Escala 1:500.000*. Montevideo, DINAMIGE, 90 p.
- Rios, E. C. 1994. *Seashells of Brazil*. 2nd edition. Rio Grande, Editora da FURG, 492 p.
- Roselli, F.L. 1938. Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas y sobre insectos del Cretáceo del Uruguay o descubrimientos de admirables instintos constructivos de esa época. *Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales "Kraglievich-Fontana"*, **1**(2):29-102.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abhandlungen, **96**:421-52.
- Sprechmann, P.; Verde, M.; Martínez, S. & Gaucher, C. 1998. Paleoeecología y ambientes de sedimentación de bioestromos y "patch reefs" de ostreidos, sus endolitos y epibiontes (Formación Camacho, Mioceno Medio-Superior; Uruguay). In: CONGRESO URUGUAYO DE GEOLOGÍA, 2, 1998. *Actas*, Punta del Este, p.205-209.
- Steel, R.G.D. & Torrie J.H. 1988. *Bioestadística: principios y procedimientos*. Interamericana de México, McGraw-Hill, 622 p.
- Teisseire, A. 1930. Transgresiones entrerriana y araucana. *Contribución al estudio de la Geología y de la Paleontología de la República Oriental del Uruguay, Región de Colonia*, **122**:23-36.
- Verde, M. 1994. Icnofósiles del Holoceno marino de las regiones sur y suroeste del Uruguay, Formación Villa Soriano. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 6, 1994. *Resúmenes*, Trelew, p. 71.
- Verde, M. 2002. *Icnología de la Formación Camacho (Mioceno tardío) del Uruguay*. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, Universidad de la República, Tesis de Maestría inédita, 124 p.
- Verde, M. 2003a. The significance of a densely bored surface at the top of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay. In: REUNIÓN ARGENTINA DE ICNOLOGÍA, 4, Y REUNIÓN DE ICNOLOGÍA DEL MERCOSUR, 2, 2001. *Publicación Especial 9 de la Asociación Paleontológica Argentina*, Tucumán, p. 169-175.

- Verde, M. 2003b. Marine invertebrate ichnofossils from the Quaternary of Uruguay. *In: JORNADAS DE ZOOLOGÍA DEL URUGUAY*, 7, 2003. *Actas*, Montevideo, UDELAR, p. 94.
- Verde, M. & Lorenzo, N. 1999. Preliminary report of bioerosion structures on Quaternary marine molluscs from the Villa Soriano Formation (Pleistocene-Holocene), Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2da. época, 1:50.
- Verde, M. & Piñeiro, G. 1994. Endolitos en *Ostrea patagonica* de la Formación Camacho (Mioceno Medio-Superior) del Uruguay. *In: ENCUESTRO NACIONAL SOBRE FAUNA ACUÁTICA*, 1, 1994. *Resúmenes*, Montevideo, p. 6.

Received December, 2003; accepted April, 2004.