

ESTUDIO PALEOECOLÓGICO DE LA FAUNA DE MOLUSCOS DE UN AFLORAMIENTO DE MATERIALES PLIOCÉNICOS EN ESTEPONA (MÁLAGA, ESPAÑA)

P. PALMQVIST, S. GUERRERO y M. I. SALVA

Departamento de Geología. Facultad de Ciencias de Málaga.
29071-Málaga. España.

ABSTRACT

In this paper the palaeoecology of some Lower Pliocene sediment outcrops in the Guadalmanza river (Estepona, Spain) is studied. We arbitrarily distinguished fifteen levels of 0.1 m thickness each. In the collected material, mainly composed by shells of bivalves, the following variates are studied for both the epifauna and the infauna: number of individuals, number of species, diversity, equitability and number of predated shells. In order to analyze these variates statistically we used a cross correlations program. In each level, and for both palaeocommunities, the conformity of the distribution of individuals in species and the Mac Arthur theoretical model of ecological equilibrium are also contrasted. These analysis allow us, firstly, to characterize each palaeocommunity; secondly, to study the differences of behavior in the considered variates and, finally, to conclude their interrelations.

Keywords: Palaeoecology, Diversity, Equitability, Cross Correlations, Runs, Mollusca, Bivalves, Epifauna, Infauna, Predation, Prey selection, Lower Pliocene, Estepona, Spain.

RESUMEN

En este trabajo se estudia la paleoecología de un afloramiento de materiales del Plioceno inferior en el río Guadalmanza (Estepona, España). Se distinguen arbitrariamente 15 niveles de 0,1 m de potencia, y en la fauna obtenida, compuesta principalmente por conchas de bivalvos, se estudian, considerando epifauna e infauna por separado, las siguientes variables: número de individuos, número de especies, diversidad, equitatividad y número de organismos predados. Para el análisis estadístico de las variables, se utiliza un programa de correlaciones cruzadas. Asimismo, se procede a contrastar en cada nivel, y también para ambas paleocomunidades, la conformidad de la distribución de los individuos por especies con el modelo teórico de comunidad en equilibrio ecológico de Mac Arthur. Estos análisis permiten caracterizar cada una de las dos paleocomunidades, estudiar las diferencias de comportamiento en las variables consideradas y sus interrelaciones.

Palabras clave: Paleoecología, Diversidad, Equitatividad, Correlaciones cruzadas, Rachas, Moluscos, Bivalvos, Epifauna, Infauna, Predación, Selección de presas, Plioceno inferior, Estepona, España.

INTRODUCCIÓN

Los estudios paleoecológicos, aunque bastante frecuentes, en su mayoría están dedicados a la autoecología de organismos concretos, o a poner de manifiesto algunas de las características ambientales en que se depositaron los materiales que contienen a los fósiles. Por el contrario, son comparativamente más escasos los que versan sobre aspectos paleosociológicos, debido en gran parte a las limitaciones

del registro fósil, que provoca una pérdida importante y, lo que es peor, selectiva de información.

Por otro lado, los estudios paleontológicos sobre la predación ocasionada por los gasterópodos perforadores, son relativamente frecuentes (cf. Carriker y Yochelson, 1968; Adegoke y Tevesz, 1972; Hoffman, 1979; Newman y Stanley, 1981; Kitchell *et al.*, 1981; Hoffman y Martinell, 1984; Reyment *et al.*, 1987; por sólo citar algunos). Estos trabajos tratan sobre la acción predatora de murícidos y naticidos, importantes predadores de bivalvos marinos epifa-

nales e infaunales, respectivamente, que dejan huellas inequívocas de su actividad en el registro fósil. No obstante, hasta ahora se ha insistido relativamente poco en aspectos importantes relacionados con la predación, tales como la influencia de los predadores en la diversidad del sistema estudiado o la selección de presas.

En este trabajo se va a reflejar el estudio realizado sobre un afloramiento de materiales pliocénicos de Estepona (provincia de Málaga). En él, se abordan diferentes aspectos paleosinecológicos de las asociaciones de moluscos del afloramiento y su relación con la predación ocasionada por los gasterópodos perforadores.

Por último, hay que tener en cuenta dos consideraciones a la hora de interpretar los datos referentes a las relaciones entre las diversas variables que se pueden utilizar en un estudio paleosinecológico:

a) Los organismos presentes en un nivel, por poco potente que éste sea, no son el reflejo de la situación existente en un determinado instante, ya que vivieron durante un lapso de tiempo más o menos prolongado, por lo que representan los efectos acumulativos de la producción durante ese espacio de tiempo.

b) Las orictocenosis difieren, cuantitativa y cualitativamente, de las biocenosis de las que proceden, debido al sesgo producido por los diversos procesos tafonómicos que actúan de manera selectiva sobre los restos de los organismos, lo que conduce a cambios *post-mortem* en la composición de la comunidad. Estos procesos son variados: p. ej., pérdida o adición de conchas debido a fenómenos de transporte, pérdida de esqueletos por disolución u otros procesos destructivos, mezclas debidas a bioturbación, etc.

Aunque existe una gran heterogeneidad de detalle, con frecuentes cambios laterales de facies, en términos generales la serie está constituida por conglomerados y arenas basales, a los que siguen materiales de grano más fino, arcillas y limos de colores grises, azulados y amarillentos (utilizados en ladrillería), para terminar, normalmente, con materiales de nuevo más groseros, arenas y areniscas esencialmente.

El estudio de la microfauna de foraminíferos planctónicos, contenida especialmente en los niveles lutíticos, pone de manifiesto que la mayor parte de los materiales pertenecen al Plioceno inferior (Dr. Serrano Lozano, comunicación personal).

El presente trabajo ha sido realizado en el afloramiento del río Guadalmanza (ver Fig. 1). El segmento estudiado, materiales compuestos por arenas y limos, se sitúa dentro del tramo *g* de la serie descrita por Chamón *et al.* (1973) para el Plioceno en el río Guadalmanza. Se muestreó un paquete de 1,5 m de potencia, con una extensión lateral de 4 m.

Aspectos tafonómicos

Conviene destacar que no hay indicios de que la fauna haya sufrido transporte posterior a su muerte. En efecto, las especies abundantes están representadas por individuos de todos los tamaños, con predominio de los de pequeñas dimensiones, son relativamente frecuentes los bivalvos con las dos valvas unidas y no se observa fracturación ni desgaste en las conchas. Por todo ello, puede suponerse que los organismos recolectados provienen del área en que quedaron enterrados definitivamente.

Modalidad de muestreo

Dado que los materiales (arenas finas y limos) del paquete estudiado son visualmente homogéneos

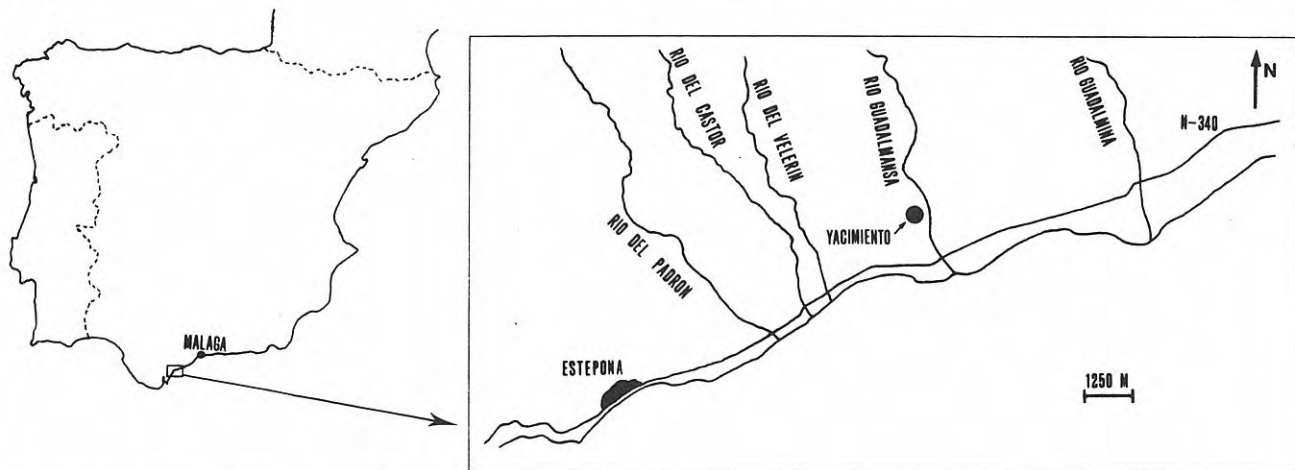


Figura 1. Localización geográfica del yacimiento.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los materiales pliocénicos afloran discontinuamente por toda la costa de Málaga, desde Nerja hasta Estepona, ocupando una estrecha franja, salvo en el valle del Guadalhorce, donde sus afloramientos se extienden unos 30 km hacia el interior.

y que no se observan superficies de referencia, para tomar las muestras se procedió a diferenciar arbitrariamente quince niveles, de 0,1 m de potencia cada uno, numerándose, correlativamente, desde GUAD-I (muro) hasta GUAD-XV (techo).

Se realizaron dos tipos de muestreo, uno cualitativo de búsqueda de ejemplares, tanto en el área delimitada para el estudio como en sus prolongaciones laterales, con el fin de establecer el catálogo

	E S P E C I E														
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
<i>Dentalium inaequale</i> (i)	1	3	5	4		13	6	7	4	4	11	2	23	19	
<i>Nucula pella</i> (i)	3	2	3			6									
<i>Nucula fragilis</i> (i)	8	7	2/1	2/1	1	4/1	4	4	1	4	10/1	4	6/1	8	6/1
<i>Barbatia mytiloides</i> (i)							4/1	4	3/1	1					
<i>Arca diluvii</i> (i)							1	1	1		1		1	1	
<i>Striarca lactea</i> (i)		1		1	2/1							2/1	1	1	
<i>Limopsis aurita</i> (i)	2	1				5/1	3		1	2	6	2	2	10	2
<i>Chlamys multistriate</i> (e)		30		1	4	5	4	6	3	2	1	2/1	9	4	1
<i>Chlamys radians</i> (e)	29		23/2	19/1	10	1	20	13	10	25/3	29/1	32/1	23/3	3	
<i>Chlamys varia</i> (e)		10				46	4	2	4	1	2		1	3	
<i>Pecten planaris</i> (e)	4	6			5	2	4	2	4	1					
<i>Anomia ehippium</i> (e)	5	7	11	6											
<i>Ostrea edulis</i> (e)	8	10	3	2	10/1	70	34	56	36	35	9	30/2	24/1	15/1	9/1
<i>Lucinaxinus borealis</i> (i)									3/1			1	1		
<i>Myrtea spinifera</i> (i)						2	4	2	1	4	5	1	1/1		
<i>Anodontia fragilis</i> (i)	1	1	1		1	7	10	6	8	3		1	1	1	
<i>Diplodonta rotundata</i> (i)															
<i>Glans intermedia</i> (i)															
<i>Plagiocardium papillosum</i> (i)															
<i>Laevicardium crassum</i> (i)	1											1			
<i>Spisula subtruncata</i> (i)		2/1		2			2		1	2	2	1	2/1	1	
<i>Tellina crassa</i> (i)	4	5/2	2	1		5	4	2	6	4	1	1	2/1	1	
<i>Abra prismatica</i> (i)									2			3		3	1
<i>Gari fervensis</i> (i)		1	1			1	1	1			1		1	1	
<i>Venus lamellosa</i> (i)	4			4	2/1					1				1	
<i>Venus multilamella</i> (i)		2	3												
<i>Circumphalus folialamellosus</i> (i)															
<i>Timoclea ovata</i> (i)	50/4	181/11	129/3	121/15	64/12	182/12	172/25	126/9	146/16	151/3	46/4	200/15	157/7	155/5	53/4
<i>Corbula gibba</i> (i)							2					1	2	4	
<i>Glycymeris insubricus</i> (i)									5/1	2/1			2		
<i>Calliostoma tauromilii</i> (i)			1			4	2	2	1	1		1	1	2	1
<i>Diodora italica</i> (e)		1							1	1		1	1	2	1
<i>Emerginula reticulata</i> (e)	1														
<i>Gibbula sagus</i> (e)			3/1												
<i>Turritella tricarinata</i> (i)							3			1					
<i>Turritella tricincta</i> (i)						1		4/1							
<i>Archimediella spirata</i> (i)	1		1	1		8	6	4	4	3					
<i>Natica tigrinus</i> (i)															
<i>Scala tenuicostata</i> (i)								1							4
<i>Caliptrea chinensis</i> (e)						1									
<i>Gibberula ovalata</i> (i)							6	1	4	2					
<i>Terebratula ampulla</i> (i)								2	1	2	1		1	2	

Tabla 1. Resultados del análisis faunístico. Géneros de vida (e: epifaunal, i: infaunal). Número de ejemplar/número de predados para las diferentes especies presentes en cada nivel.

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
X ₁	0	0	3	1	1	0	0	0	0	0	3	4	2	4	1
X ₂	4	14	14	16	14	14	26	10	19	4	5	17	9	7	5
X ₃	47	64	40	28	29	125	62	77	54	46	37	62	67	47	18
X ₄	75	205	149	136	70	238	231	166	191	183	82	223	200	206	63
X ₅	4	6	4	4	4	6	4	4	5	5	4	4	5	5	5
X ₆	10	10	11	8	5	12	17	14	18	13	8	16	19	11	5
X ₇	1.129	1.464	1.062	0.901	1.311	0.965	1.048	0.826	1.010	0.797	0.864	0.884	1.116	1.234	1.301
X ₈	0.619	0.721	0.723	0.615	0.927	0.437	0.713	0.571	0.549	0.444	0.593	0.605	0.610	0.687	0.734
X ₉	1.277	0.591	0.679	0.544	0.406	1.060	1.228	1.127	1.182	0.889	1.410	0.597	0.894	1.013	0.610
X ₁₀	0.359	0.181	0.179	0.215	0.300	0.241	0.201	0.220	0.181	0.174	0.513	0.113	0.175	0.250	0.368
M _e	5.200	3.990	1.700	3.050	5.090	43.040	3.520	13.340	4.980	17.810	4.690	16.660	8.220	2.730	0.515
X _e ²	9.949	11.070	7.810	7.810	7.810	11.070	7.810	7.810	9.490	9.490	7.810	7.810	9.490	9.490	9.490
M ₁	51.550	344.900	262.200	183.700	59.240	318.750	422.500	259.600	391.000	362.1	18.700	630.500	351.700	238.2	37.840
X ₁ ²	16.920	16.920	18.310	14.070	9.490	19.660	26.300	22.360	27.590	22.360	14.070	25.000	22.360	18.310	9.490

Tabla 2. Valores de las variables en los niveles analizados. X1 a X11: ver descripción en texto. Me: valor del modelo de Mac Arthur en la epifauna. Mi: ídem en la infauna. Xe: valor de la chi-cuadrado en la epifauna. Xi: ídem en la infauna.

general de las especies presentes en el yacimiento, y otro muestreo, más sistemático, para poder realizar estudios cuantitativos, en el que se tomaron, en cada uno de los quince niveles establecidos, cuatro muestras de 1 kg, cantidad de material que se supuso suficiente dada la gran abundancia de conchas que presenta el afloramiento.

Al estar los fósiles englobados en un material

poco compactado, para obtenerlos bastó con levigar las muestras sobre un tamiz con luz de malla de 1 mm. Los resultados del análisis faunístico efectuado sobre los quince niveles estudiados se muestran en la Tabla 1, en la que se indica, para cada una de las 42 especies identificadas, género de vida (epifaunal o infaunal), abundancia en cada nivel y, en su caso, número de individuos encontrados con señales inequívocas de predación por natícididos o murícidos.

Análisis estadístico

A partir de estos datos se estimaron en los distintos niveles un total de 10 variables, con objeto de estudiar los posibles cambios en las sucesivas oritocenosis. Los resultados, que se presentan en la Tabla 2, se sometieron a un análisis de correlaciones cruzadas, para poner de manifiesto las relaciones, si las hubiese, entre las diferentes variables estudiadas.

Las variables utilizadas fueron las siguientes:

X1: Número de individuos predados en la epifauna.

X2: Número de individuos predados en la infauna.

X3: Número de organismos epifaunales.

X4: Número de organismos infaunales.

X5: Número de especies epifaunales.

X6: Número de especies infaunales.

X7: Diversidad de la epifauna.

X8: Equitatividad de la epifauna.

X9: Diversidad de la infauna.

X10: Equitatividad de la infauna.

Asimismo, se utilizó el número de orden del nivel como una variable más en el estudio, con objeto de ver si se producía algún tipo de tendencia en los demás parámetros. Esta "variable" se designa con la notación X11. Las correlaciones obtenidas entre las variables se presentan en la Tabla 3.

Para ver si se producían variaciones significativas en las variables que no estuviesen necesariamente orientadas en una determinada dirección a lo largo del tiempo (p. ej., tendencias con inversiones o variaciones recurrentes) se aplicó la prueba de las rachas de Wald-Wolfowitz, siguiendo el procedimiento descrito en Siegel (1986). En primer lugar, se calcula la media de cada una de las variables en los niveles muestreados y, entonces, en cada nivel y para cada variable por separado, se ve si el valor que toma la variable es mayor o menor que la media, denotándose el estado de la variable con el código + ó -, según sea el caso. A continuación, se procede a contar el número de rachas (R) o secuencias ininterrumpidas de un estado en la variable, así como el número de veces que se produce un cambio de signo: N1 para el paso de + a - y N2 para el paso de - a +. Las tablas FI y FII de Siegel (op. cit.) dan el número mínimo y máximo, respectivamente, de rachas que se esperaría encontrar, al nivel del 95 % de confianza, en una variable que se comportase, a estos efectos, de manera aleatoria. Si se observa un menor (o mayor) número de rachas de las que el azar permite esperar, ello significa que las variaciones observadas siguen una secuencia que no se ha

	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇	X ₈	X ₉	X ₁₀	X ₁₁
X ₁₁	0.458	-0.276	-0.109	0.106	0.108	0.200	0.136	-0.151	0.091	0.083	1.000
X ₁₀	0.051	-0.533	-0.347	-0.755	-0.199	-0.633	0.093	0.162	0.368	1.000	
X ₉	-0.157	-0.128	0.327	0.108	-0.066	0.383	-0.399	-0.498	1.000		
X ₈	0.197	0.183	-0.550	-0.430	-0.308	-0.465	0.712	1.000			
X ₇	-0.037	-0.014	-0.224	-0.189	0.375	-0.372	1.000				
X ₆	-0.034	0.411	0.516	0.753	0.084	1.000					
X ₅	-0.278	-0.104	0.485	0.453	1.000						
X ₄	0.011	0.514	0.703	1.000							
X ₃	-0.256	0.251	1.000								
X ₂	-0.143	1.000									
X ₁	1.000										

Tabla 3. Semimatriz de correlaciones de las variables X1 a X11 (ver descripción en texto).

podido generar al azar. Los valores obtenidos para R , $N1$ y $N2$ en las variables al aplicar este test se encuentran en la Tabla 4.

La diversidad faunística de cada orictocenosis se estimó con la fórmula de Shannon y Weaver (1949). Según estos autores, la diversidad D de un conjunto de m individuos repartidos en un total de n especies, se puede calcular mediante la siguiente ecuación:

$$D = - \sum_{i=1}^n P_i \ln(P_i)$$

donde P_i es la frecuencia relativa, en tantos por uno, de los individuos de la especie i en la muestra.

Para la equitatividad, anglicismo usado para designar el término "equitativity", se empleó la fórmula utilizada por Buzas y Gibson (1969), según la cual la equitatividad H de un conjunto de m individuos repartidos en n especies viene dada por la siguiente ecuación:

$$H = (e^D) / n$$

donde e representa la base de los logaritmos neperianos y D es la diversidad.

Asimismo, se procedió a estimar en cada nivel, y para la epifauna y la infauna por separado, la conformidad de la distribución de individuos por especie con el modelo teórico del "bastón roto" de Mac Arthur (en Colinvaux, 1973; Daget, 1976). Este modelo establece, para un total de n especies con determinados efectivos cada una (F_r), las frecuencias absolutas teóricas (I_r) para cada especie que encontraríamos en el caso de hallarse la comunidad en equilibrio ecológico. Obviamente, para aplicar el modelo hemos adoptado la simplificación de que cada orictocenosis corresponde a una comunidad. Para establecer las frecuencias teóricas I_r , en primer lugar

se reordenan las especies de acuerdo con los efectivos que presentan en la muestra, empezando por las menos abundantes: desde $r=1$, para la especie más escasa, hasta $r=n$, para la especie representada por un mayor número de ejemplares. Una vez reordenadas las especies, sus frecuencias teóricas se calculan a partir de la siguiente ecuación (en Colinvaux, 1973):

$$I_r = (m / n) \sum_{i=1}^r 1 / (n - i + 1)$$

donde I_r es la frecuencia teórica para la especie r , i es la variable secuencial del sumatorio, que toma valores desde 1 hasta r (el número de orden de la especie), m es el total de individuos de la muestra y n es el número de especies.

Una vez establecidas las frecuencias teóricas para las diferentes especies de la muestra, se calcula la desviación entre estas frecuencias y las observadas, según:

$$Df = \sum_{r=1}^n (F_r - I_r)^2 / I_r$$

El valor de Df obtenido para cada comunidad se compara con el encontrado en las tablas de la distribución chi-cuadrado, con $n-i$ grados de libertad; si el valor de la diferencia entre las frecuencias observadas y las esperadas es inferior al hallado en las tablas, se puede suponer que la comunidad se hallaba en equilibrio ecológico, mientras que si lo excede, se puede suponer entonces que la comunidad se encontraba alejada del equilibrio.

Los valores obtenidos aplicando el modelo de Mc Arthur en cada nivel, realizados los cálculos para la epifauna y la infauna por separado, así como los valores de la distribución chi-cuadrado para los

respectivos grados de libertad, se encuentran en la Tabla 2, junto con los valores de las demás variables estudiadas.

Para llevar a cabo la estimación en cada nivel de la diversidad, equitatividad y valor de Df , así como para calcular las rachas de las variables en los niveles, se diseñaron sendos programas informáticos en lenguaje GWBASIC, utilizables en microordenadores del tipo IBM-PC. Para calcular la semimatriz de correlaciones entre las variables, se efectuó una regresión múltiple con un programa en lenguaje FORTRAN, compilado a partir de un listado original de Davis (1973) para poderlo usar en ordenadores de este tipo.

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

A partir de los datos existentes sobre la autoecología de las especies que componen la asociación de bivalvos hallada en el yacimiento y de la comparación de esta asociación con otras paleofaunas autóctonas estudiadas por diversos autores (entre ellos, Palla, 1966; Martinell y Marquina, 1978) y con faunas actuales (Glemarec, 1969) de características medioambientales bien determinadas, es posible establecer una hipótesis sobre las condiciones paleoambientales que predominaron en el yacimiento objeto del presente estudio. Así, se puede pensar que las distintas oritocenosis del afloramiento de materiales pliocénicos de Guadalmanza provendrían de biocenosis marinas, de tipo litoral. Concretamente, la presencia de *Nuculana fragilis* Chemnitz y *Spisula subtruncata* Da Costa indica, de acuerdo con los datos de Nordsieck (1969) y Parenzan (1974) sobre la distribución batimétrica que muestran estas especies en la actualidad, que las paleocomunidades se habrían desarrollado en el piso infralitoral, a una profundidad próxima a los 30 m, aunque algunas de las otras especies halladas que aún viven también se puedan encontrar actualmente en el meso- e, incluso, en el circalitoral. De acuerdo con la granulometría del sedimento y el tipo de sustrato que ocupan preferentemente en la actualidad la mayoría de las especies determinadas, las comunidades se asentarían sobre fondos arenosos-fangosos inestables, parecidos a los actuales fondos desnudos del Mediterráneo.

Los valores obtenidos al aplicar el modelo de Mac Arthur se muestran en la Tabla 2. En el caso de las paleocomunidades epifaunales, más de las dos terceras partes de las mismas estarían en equilibrio ecológico, perdiéndose dicho equilibrio en los niveles GUAD-VI, VIII, X y XII, pues en ellos el valor obtenido al aplicar el modelo resulta superior al hallado en las tablas, lo que se debe, principalmente, al predominio en estos niveles de *Ostrea* y *Chlamys*, ya que el número de especies que presentan los sucesivos niveles es similar. Estos desequilibrios ecológicos son siempre "momentáneos", ya que en cada caso se restablecen las condiciones para que se recupere el equilibrio en el siguiente nivel, y guardan una cierta periodicidad, pues se dan en niveles alternativos. La explicación de que se produzcan podría radicar en que las paleocomunidades

epifaunales no eran muy estables y cualquier variación ambiental, que favoreciese a las especies predominantes (las cuales se puede pensar que serían generalistas ecológicos en sentido amplio), podía apartarlas del estado de equilibrio ecológico que ajusta el modelo de Mac Arthur.

Respecto a la infauna, en todos los niveles se mantuvo lejos del punto de equilibrio ecológico estable del sistema, debido al fuerte predominio de *Timoclea ovata* Pennant y a la presencia de especies representadas por pocos individuos.

Para evaluar el efecto de las variaciones en la riqueza específica sobre las condiciones de desequilibrio ecológico de la infauna, se enfrentó en un diagrama el número de especies presentes en cada nivel con el número de especies del nivel siguiente. En este tipo de diagramas, si una comunidad se halla en equilibrio estable, entonces se ve que el número de especies no experimenta fluctuaciones importantes a lo largo del tiempo. Si se producen cambios en la riqueza específica, ello se puede deber a tres tipos de causas diferentes: a) que la comunidad se encuentre en equilibrio, pero se incremente el número de especies como resultado de una sucesión ecológica, dirigiéndose la comunidad hacia el estado clímax, b) que la comunidad tienda a alcanzar el equilibrio ecológico y c) que la comunidad se aparte de dicho equilibrio.

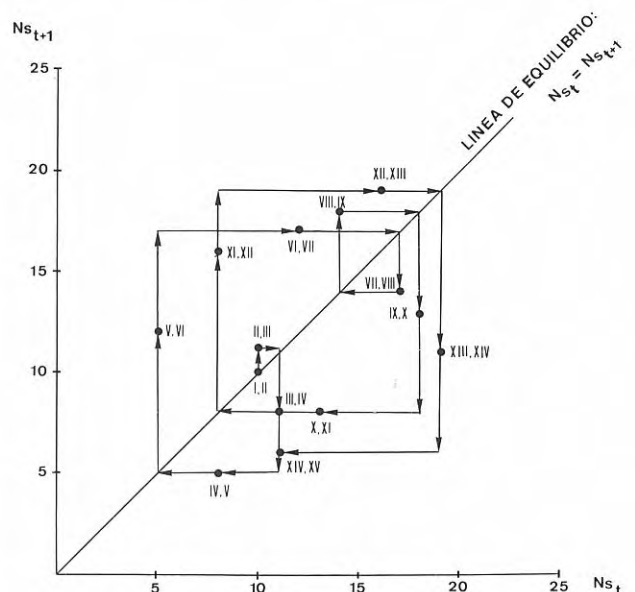


Figura 2. Diagrama de la riqueza específica de la infauna en niveles sucesivos. Ns_t : número de especies en el tiempo t . Ns_{t+1} : ídem en $t+1$.

En el caso que nos ocupa, según las variaciones en el número de especies (Fig. 2), la infauna parte de un punto próximo al de equilibrio ecológico (niveles I a IV), se aleja de este estado (niveles V y VI), tiende nuevamente hacia el equilibrio, pero ahora con una riqueza faunística mayor (niveles VII a IX), y, finalmente, se aparta otra vez del equilibrio (niveles X a XV). Dado que las paleocomunidades infaunales se encuentran en todo momento en una situa-

ción de desequilibrio ecológico según el ajuste del modelo de Mac Arthur, entonces el desequilibrio se debería principalmente al extraordinario predominio de *T. ovata* Pennant, especie que podemos considerar, con todas las reservas, como la generalista ecológica de este sistema.

Las especies más abundantes en una comunidad constituyen lo que se ha dado en llamar su núcleo trófico, definible como aquella(s) especie(s) que constituye(n) al menos el 80 % de la fauna. En el presente estudio, los ejemplares de *Ostrea* y *Chlamys* representan en nueve de los niveles más del 80 % de la epifauna y sólo en dos constituyen algo menos del 60 %; en la infauna, los ejemplares de *T. ovata* Pennant representan en siete de los niveles más del 80 % de las conchas y en tan sólo dos este valor descende ligeramente por debajo del 70 %. Así pues, se puede considerar, en principio, que estas especies formarían los respectivos núcleos tróficos de ambas paleocomunidades. Ahora bien, esto habría que aceptarlo con ciertas reservas, pues en algunas biocenosis actuales y en las acumulaciones de conchas que producen, la composición del núcleo trófico puede ser bien diferente (véase Antia, 1977). Esta discrepancia se podría deber en algunos de tales casos, dejando aparte los fenómenos de transporte y procesos tafonómicos, a un factor al que no se le ha prestado por regla general suficiente atención en Paleocología: la tasa de renovación de las especies, que puede influir decisivamente en el aporte diferencial de conchas al sedimento.

El análisis de correlaciones cruzadas pone de manifiesto diferentes relaciones entre las distintas variables estudiadas, relaciones que se muestran en la Tabla 3. Hay que hacer notar que el valor crítico del coeficiente de correlación (r) para 14 grados de libertad, al 95 % de confianza ($p < 0,05$), es de 0,497, por lo que sólo se han considerado las que presentan un $r \geq 0,497$. Las correlaciones significativas obtenidas son las siguientes:

Una correlación inversa ($r = -0,775$) entre el número de individuos infaunales (X4) y la equitatividad de la infauna (X10), lo que puede deberse a dos causas diferentes:

a) Por una parte, la dominancia que ejerce *T. ovata* Pennant en el sistema infaunal: la mayoría de los niveles que han suministrado un mayor número de individuos infaunales muestran, proporcionalmente, un número superior de ejemplares de esta especie y, en líneas generales, cuando una especie aumenta su frecuencia relativa frente a las demás, la equitatividad de la comunidad se reduce.

b) Por otra parte, muchos de los niveles que suministraron un mayor número de ejemplares son los que comparativamente muestran más especies raras (esto es, con pocos efectivos). Así, la segunda en importancia de las correlaciones es la que existe entre el número de individuos infaunales (X4) y el número de especies de la infauna (X6), correlación en este caso directa ($r = 0,753$). A su vez, las especies raras hacen disminuir el valor de la equitatividad del sistema: la correlación que se establece entre el número de especies infaunales (X6) y la equitati-

vidad de la paleocomunidad (X10) es significativa e inversa ($r = -0,633$).

Por tanto, se puede concluir, a partir de estas correlaciones, que en los intervalos en los que aumentó el número de organismos por muestra se produjo un incremento de la dominancia ejercida por los organismos oportunistas y una mayor frecuencia de especies raras ocasionales. Ambas situaciones caracterizan a los sistemas apartados del punto de equilibrio ecológico estable y podrían conducir a que, en estos niveles, la composición de la infauna se hiciera aparentemente más homogénea: si se tomase una pequeña muestra, sólo aparecerían representadas en ella las especies dominantes, pocas y con abundantes efectivos.

En la epifauna se observa, en cierta medida, un fenómeno parecido con el número de individuos epifaunales (X3) y la equitatividad de la epifauna (X8), aunque la correlación entre estas dos variables es más débil ($r = -0,55$); en este caso, la relación viene en gran parte determinada por *Ostrea* y, en menor grado, por *Chlamys*, que son los organismos dominantes en la comunidad epifaunal. A diferencia de lo que ocurre en la infauna, la relación entre el número de individuos epifaunales (X3) y la riqueza específica de la epifauna (X5) no es significativa ($r = 0,485$). Esto último podría deberse a que hay pocas especies epifaunales con escasos individuos, quizás a causa de que, al menos en parte, las especies epifaunales raras tienen posibilidades de conservación algo más limitadas que las infaunales. Ahora bien, dado que el estudio tafonómico no reveló indicios de que se hubiese producido transporte o fracturación de las conchas, este efecto, si se produjo, no debió ser importante. Al abundar menos en la epifauna las especies raras y, sobre todo, al no establecerse relaciones de dominancia tan fuertes como en la infauna, la equitatividad es siempre mayor en el sistema epifaunal y, con ello, esta comunidad se ajusta mejor, según las predicciones del modelo de Mac Arthur, a un sistema en equilibrio ecológico estable, mientras que la infauna se encuentra, en todo momento, alejada de dicho equilibrio. No obstante, conviene hacer notar que, de ser cierta la suposición de que la preservabilidad de las especies epifaunales raras fue algo menor que la de las especies infaunales, el buen ajuste obtenido en la epifauna al aplicar el modelo de Mac Arthur podría ser, en un cierto grado, más aparente que real, por lo que no podemos dejar de contemplar la posibilidad de que las paleocomunidades epifaunales se encontrasen también alejadas del punto de equilibrio ecológico estable que predice para ellas el modelo de Mac Arthur.

Otra correlación significativa ($r = 0,703$) es la que se establece de forma directa entre el número de individuos epifaunales (X3) y el de infaunales (X4); tal relación podría deberse a que al hacerse más favorables (o desfavorables) las condiciones ambientales (espacio disponible, alimento, tipo de sustrato, depredadores, etc.), un mayor (o menor) número de organismos colonizaba el área estudiada, lo que se traduciría en un aumento (o disminución)

de forma paralela en la abundancia de los organismos de ambas comunidades presentes en las orictoceros. Ahora bien, dicha correlación debería ser más alta si ésta fuese la única explicación, por lo que quizás cabría pensar que las variaciones ambientales que controlaron la abundancia de los organismos no afectasen en todo momento de igual manera a las dos paleocomunidades. En este caso, no cabe interpretar esta ligera independencia entre el número de individuos de las dos paleocomunidades como debida a aspectos relacionados con la preservación, pues en ambas se encuentran representadas las especies abundantes por ejemplares de todos los tamaños, con predominio de los juveniles. Otra posibilidad a tener en cuenta es la hipótesis de que se estableciesen relaciones de amensalismo (véase, por ejemplo, Rhoads *et al.*, 1972): la infauna, con su actividad excavadora, deterioraría el sustrato sobre el que se asienta la epifauna, lo que, en cierta medida, habría incidido negativamente sobre la capacidad colonizadora de los organismos epifaunales, especialmente durante los períodos de expansión de los infaunales. Concretamente, en los niveles VI y VII, que suministraron el mayor número de organismos infaunales, la fracción media que representan los epifaunales sobre el total de la fauna es del 39,87%, mientras que en los niveles I y V, que proporcionaron el menor número de individuos infaunales, la fracción epifaunal media es superior, el 52,41%. El valor obtenido al comparar ambos porcentajes mediante el test de la *t* de Student (en Lamotte, 1976) indica que son significativamente diferentes entre sí ($t = 2,667$; $p < 0,01$), lo que refuerza esta última hipótesis.

Respecto a la predación, sólo dos correlaciones, aunque débiles, se pueden considerar significativas. Una es la que se establece entre el número de organismos predados en la infauna (X2) y la equitatividad del sistema infaunal (X10), correlación que es inversa ($r = -0,533$). Otra es la que se pone de manifiesto entre el número de conchas con orificios de predación en la infauna (X2) y el número de individuos infaunales (X4), correlación que, en este caso, es directa ($r = 0,514$).

La primera de ellas se puede interpretar como debida a que es *T. ovata* Pennant la especie que soporta mayor número de ataques y, como ya se expuso, la mayor abundancia de esta especie en cada nivel es uno de los factores que hacen disminuir el valor de la equitatividad. Ahora bien, de los 178 individuos infaunales que presentan orificios, 143 son *T. ovata* Pennant (el 80,34%), mientras que del total de 2.418 ejemplares infaunales recolectados, 1933 pertenecen a esta especie (el 79,94%). Estos porcentajes, prácticamente idénticos, sugieren que los naticidos no seleccionan como presa a *T. ovata* Pennant, sino que la predan preferentemente sólo en función de su abundancia. De hecho, el valor obtenido al comparar los porcentajes mediante un test de la *t* de Student no resulta significativo ($t = 0,127$).

La segunda correlación, débil, indicaría un cierto aumento o disminución del número de predadores al variar el número de presas potenciales, como

si el sistema naticidos/presas estuviese casi saturado. La falta de una correlación paralela en el caso de la epifauna, lo que en sí constituye un dato a tener en cuenta, podría significar que el sistema epifaunal no estaba saturado de predadores. También cabría pensar que actuasen otros predadores además de los murícidos, que no dejasen en las conchas huellas tan claras de su actividad; en tal caso, aunque el sistema predadores/presas estuviese siempre próximo a la saturación, el número de organismos predados por murícidos podría variar sin guardar una correlación significativa con la variación del número de presas potenciales.

En la epifauna, la presa más atacada por los murícidos es *Chlamys radians* Nyst: concretamente, 11 de los 19 individuos que presentan orificios de predación (el 57,89%) pertenecen a esta especie, mientras que del total de 803 ejemplares recolectados, 194 son *Ch. radians* Nyst (el 24,16%). Estos porcentajes difieren significativamente entre sí, de acuerdo con el test de la *t* de Student ($t = 3,359$; $p < 0,001$), lo que indica que los murícidos seleccionaban esta presa. Con los datos disponibles, no es posible decidir si tal selección era activa (los predadores preferían la presa a las demás) o pasiva (la presa resultaba más vulnerable a la predación que las otras). La siguiente presa más atacada es *Ostrea edulis* Brocchi, que integra al 31,58% de los individuos predados y al 43,71% del total de individuos

	R	N ₁	N ₂	S
X ₁	5	5	10	—
X ₂	7	8	7	—
X ₃	7	8	7	—
X ₄	7	9	6	—
X ₅	8	7	8	—
X ₆	5	7	8	—
X ₇	5	7	8	—
X ₈	8	6	9	—
X ₉	8	7	8	—
X ₁₀	7	5	10	—

Tabla 4. Resultados del análisis de rachas. R: número de rachas. N1: número incrementos en la variable. N2: número de decrementos. S: significación. —: no significativo al 95%.

recolectados en los niveles, respectivamente. A diferencia del caso anterior, estos porcentajes no son significativamente diferentes ($t = 1,054$) lo que indica que esta especie sería predada conforme a su abundancia, aunque quizás algo menos de los que cabría esperar en función de esta última (tal vez por el grosor de su concha).

Por último, ninguna de las 10 variables estudiadas muestra correlación significativa con X11 (el número de orden del nivel), lo que sugiere que durante el depósito del paquete muestreado no se produjeron variaciones orientadas en estas variables. Además, los valores obtenidos al aplicar el test de las rachas (ver Tabla 4) indican que las variaciones observadas en las variables no son significativas y se comportan de manera similar a una secuencia de cambios generada al azar (lo que, por supuesto, no quiere decir que el azar sea su causa).

CONCLUSIONES

1. Las paleocomunidades epifaunales cumplen los requisitos que establece el modelo de Mac Arthur para que pueda pensarse que estaban en equilibrio ecológico estable, en más de las dos terceras partes de los niveles estudiados; en los restantes, el predominio de *Ostrea* y *Chlamys*, la apartan momentáneamente de ese equilibrio. Este buen ajuste podría estar, no obstante, sobrevalorado, si se considera la posibilidad de que las especies raras puedan faltar por tener menores posibilidades de preservación. Las paleocomunidades infaunales no cumplen las predicciones del modelo de equilibrio en ninguno de los niveles estudiados, lo que se explica por la fuerte dominancia de *T. ovata* Pennant y por la presencia de especies raras ocasionales.

2. La equitatividad de la epifauna es mayor que la de la infauna en todos los niveles estudiados, debido a que aparecen menos especies raras y, sobre todo, a que no se establecen relaciones de dominancia tan fuertes.

3. La correlación positiva hallada entre el número de individuos epifaunales e infaunales recolectados en cada nivel indica que ambas comunidades variaron de efectivos con un cierto paralelismo, pero no demasiado grande, a causa de que se verían afectadas de manera diferente por las variaciones ambientales, pudiendo tener además la actividad de la infauna una incidencia negativa sobre las posibilidades de la epifauna (fenómenos de amensalismo).

4. La presión de predación que los naticidos ejercen sobre la comunidad infaunal, no muy fuerte, se centra sobre todo en *T. ovata* Pennant, exclusivamente por ser la especie más abundante, encontrándose el sistema naticidos/presas próximo al punto de saturación. En la epifauna no se detecta una relación parecida para el sistema murícidos/presas, pero sí una selección de la especie más predada, *Ch. radians* Nyst.

5. No se registran variaciones significativas en las variables a lo largo del intervalo de tiempo representado en los materiales muestreados.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Marcos A. Lamolda, al Dr. José María González Donoso y al Dr. Francisco Serrano sus fructíferos comentarios y sugerencias en la interpretación de los resultados. También agradecemos las críticas efectuadas por los dos revisores anónimos del manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- Adegoke, O. S. y Tevesz, M. J. 1974. Gastropod predation patterns in the Eocene of Nigeria. *Lethaia*, **7**, 17-24.
- Antia, D. J. 1977. A comparison of diversity and trophic nuclei of live and dead molluscan faunas from the Essex Chenier Plain, England. *Paleobiology*, **3**, 404-414.
- Buzas, M. A. y Gibson, T. G. 1969. Species diversity: benthonic foraminifera in the western North Atlantic. *Science*, **163**, 72-75.
- Carriker, M. R. y Yochelson, E. L. 1968. Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. *Professional Paper V. S. Geological Survey*, **593-B**, 1-26.
- Chamon, C., Estévez, C. y Piles, E. 1973. Hoja Geológica E 1 : 50.000, n.º 15-46 *Estepona*. IGME.
- Colinvaux, P. A. 1973. *Introduction to Ecology*. John Wiley & Sons. London. 621 pp.
- Daget, J. 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, París. 172 pp.
- Davis, J. C. 1973. *Statistics and data analysis in Geology*. John Wiley & Sons. London. 550 pp.
- Glemarec, M. 1969. *Les pleuplements benthiques de plateau continental. Nord-Gascogne*. Thèse Doctorat D'Etat. Paris. 167 pp.
- 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. *Paleobiology*, **7**, 533-552.
- Hoffman, A. y Martinell, J. 1984. Prey selection by naticid gastropods in the Pliocene of Empordá (North East Spain). *Neues Jahrbuch Geologie und Palaeontologie Mh.*, **1984**, 393-399.
- Lamotte, M. 1976. *Estadística biológica. Principios fundamentales*. Toray-Masson, Barcelona. 163 pp.
- Martinell, J. y Marquina, M. J. 1978. Señales de predación en los gasterópodos procedentes de un yacimiento pliocénico de Molins de Rei (Barcelona). Implicaciones paleoecológicas. *Acta Geológica Hispánica*, **XIII**, 4, 125-128.
- Newman, W. A. y Stanley, S. M. 1981. Competition wins out overall: a reply to Pain. *Paleobiology*, **7**, 561-569.
- Nordsieck, F. 1969. *Die Europäischen Meersmuscheln (Bivalvia)*. Fisher Verlag, Stuttgart. 256 pp.
- Palla, P. 1966. Lamellibranchi plioceni della Bassa Val d'Elsa (Toscana occidentale). *Rivista Italiana Paleontologia e Stratigrafia*, **72**, 397-458.
- Parenzan, P. 1974. *Carta D'identità delle conchiglie del Mediterraneo*. Bios Taras, Taranto. 277 pp.
- Reyment, R. A., Reyment, E. R. y Honigstein, A. 1987. Predation by boring gastropods on Late Cretaceous and Early Palaeocene ostracods. *Cretaceous Research*, **8**, 189-209.

Rhoads, D. C., Speden, I. G., y Waage, K. M. 1972. Trophic group analysis of Upper Cretaceous (Maestrichtian) bivalve assemblages from South Dakota. *American Association Petroleum Geologist Bulletin*, **56**, 1100-1113.

Shannon, C. y Weaver, W. 1949. *The mathematical theory of communications*. Univ. Illinois Press, Urbana. 125 pp.

Siegel, S. 1986. *Estadística no paramétrica*. Trillas, México. 344 pp.

Manuscrito recibido: 6 de julio, 1988
Manuscrito aceptado: 9 de marzo, 1989