

Estudi de la depredació de Naticidae (Gasteropoda) sobre *Spisula subtruncata* (Bivalvia) al litoral de la Serra d'Irta (Peníscola, Mediterrània occidental)

M. Araceli González de la Lastra Sánchez, Enric Forner i Valls & Pilar González de la Lastra Sánchez

El treball estudia la depredació de gasteròpodes perforadors de la família Naticidae sobre el bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778). Aquesta és l'espècie dominant en la comunitat infaunica de substrat tou, de gra fi, del litoral de la Serra d'Irta (Peníscola, el Baix Maestrat, Península Ibèrica, Mediterrània occidental). El treball es desenvolupa mitjançant l'estudi de les marques de bioerosió produïdes per la predació en les conques, perforacions del tipus *Oichnus paraboloides*. Les mostres s'han recollit en una tanatocenosi de la Cala d'Irta. S'ha realitzat un estudi previ de les espècies sobre les que els naticids depreden. S'han trobat 26 espècies amb *Oichnus paraboloides* (Gastropoda, Bivalvia, Scaphopoda i Anellida). Hi ha una clara preferència pels bivalves de la família Mactridae, amb un pes molt alt, un 80 % del total de les preses, de *S. subtruncata*. Posteriorment s'ha centrat l'estudi en les relacions predador-presa d'aquesta última espècie, amb mostres àmplies recollides a l'atzar. S'ha pogut estimar la intensitat de la predació al voltant del 10 % del total de la població. S'ha conclòs un alt nivell d'eficiència en els predadors que s'avalua per la baixa proporció d'atacs fallats, 14 %, i la pràctica inexistència d'atacs dobles. S'ha constatat la existència d'estereotipicitat en la selecció del lloc triat per fer la perforació, amb una clara preferència per la zona umbonal i un rebuig per les zones més ventrals. Finalment s'ha constatat l'existència de correlació entre la grandària del predador i de la presa de la qual hem conclòs un procés, per part del caçador, de selecció de la presa en funció de la grandària d'aquesta.

Mots clau: Gastropoda, Bivalvia, Relació predador presa, Estereotipicitat, Bioerosió, Oichnus, Serra d'Irta, Mediterrània occidental.

Study of Naticidae predation (Gastropoda) on *Spisula subtruncata* (Bivalvia) in "Serra d'Irta" coast (Peníscola, western Mediterranean)

We present here a study of the predation by gastropod drillers (Naticidae family) on the bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778). *S. subtruncata* is the dominant species in the infaunic community on the soft, fine granined substrate of the shores in Serra de Irta site (Peníscola, Baix Maestrat, Iberian Peninsula, western Mediterranean). This work was conducted studying the marks (*Oichnus paraboloides* type) made during the predation process on the shells. The samples were collected from a thanatocenoses on the "Cala Irta". In a first analysis we found a total of 26 Naticidae prey-species showing *Oichnus paraboloides*: Gastropoda, Bivalvia, Scaphopoda and Anellida. We found a clear preference for bivalves of the Mactridae family, 80% being *S. subtruncata*. We focused on the predator-prey relationship between Naticidae and *S. subtruncata* using random sampling. We found a 10% of the sample predated, a 14% with signs of attack failure, with an almost complete absence of double attacks, that led us to conclude that predators are highly efficient. We confirmed the existence of stereotypy in selection of the location chosen for drilling, with a clear preference for the umbonal area and a refusal of the ventral zone. Finally, we found a correlation between the size of the predator and the size of the prey, concluding that hunters select preys based on size.

Key words: Gastropoda, Bivalvia, Predatory-prey relationship, Stereotypy, Bioerosion, Oichnus, Serra d'Irta, western Mediterranean.

percentatge de fragmentació i del grau de dominància de *S. subtruncata* en aquesta tanatocenosi. En tercer lloc, a efectes de contrastar que el punt de la mostra general no contenia cap bixa pel punt d'extracció respecte a la dominància de la *S. subtruncata*, es va fer una recollida per tots els punts de la platja, amb 12 submostres, tant en els punts extrems, NE i SO, com a la zona central des del nivell de contacte amb l'aigua fins al punt més allunyat, cada 3 m. Per assegurar l'atzar es llançava d'esquena una plantilla amb una obertura 10 x 10 cm (100 cm²) en cadascuna de les zones i es recollia el material de dins del quadrat fins a completar, com a màxim, el pot de la mostra, que tenia un contingut de 100 cm³. Del conjunt de conquilles recollides, s'han pogut identificar un total de 3.450, de les quals 3.165 són valves de *S. subtruncata*. A la mostra 11, la més allunyada de la mar, es va ampliar la recol·lecció amb la recollida selectiva en l'entorn només de les conquilles de grans dimensions a efectes de completar la riquesa d'espècies de la tanatocenosi. Finalment es va realitzar una extracció selectiva únicament de conquilles de *S. subtruncata* amb *O. paraboloides*, per completar mostres que permeten incrementar la precisió estadística quan s'analitzen les variables relacionades amb les perforacions, amb una intensitat de 1,5 hora / persona i amb un resultat de 155 valves.

La presa

Spisula subtruncata (da Costa, 1778). Família Mactridae. Filtradador. És un bivalve comú, infauníc, que se soterra molt superficialment (Yonge, 1948) en zones de poca profunditat amb substrats tous de sorra fina o fangs. Viu a les àrees de costa d'Europa amb una distribució que va des de Noruega a la Mediterrània i la costa atlàntica del Marroc (Tebble,

1966; Fraschetti et al., 1997; Zenetos et al., 2005; Cardoso et al., 2007; Bequiraj et al., 2007; Rueda et al., 2009; Rufino et al., 2010). Generalment, ha estat considerat com una de les majors font d'alimentació dels peixos demersals i és important, com a espècie dominant, en l'estructura de les comunitats macrobentòniques durant els mesos de primavera i estiu (de la Ossa et al., 2008) a la costa de Castelló. És el bivalve més abundant de la comunitat macroinfauníc (a la qual caracteritza) dels sediments tous de gra fi a medis de poca profunditat de la badia de Blanes (Sardà et al. 1999, 2000). Les poblacions pateixen fortes variacions estacionals, amb pics a l'abril-maig i gairebé desaparició a la tardor. Ha estat considerada l'espècie filtradora més eficient d'una mostra dels 10 bivalves menjadors de matèria en suspensió més comuns de les costes de Dinamarca (Kiorboe & Mohlenberg, 1981), on presenta un ràpid creixement: arriba a mesurar 8-10 mm durant els primers 4-5 mesos. S'han realitzat estudis que constaten l'impacte negatiu de l'extracció de sorres en l'espècie (Sarda et al. 2000) encara que és un actiu recolonitzador quan cessen els dragats (Van Dals & Essink, 2001) i abocaments d'aigües residuals urbanes (Martinez & Adarraga, 2003; de la Ossa et al., 2008). Per a Gili (2001) hi ha un procés de substitució de *S. subtruncata* per *Chamelea gallina* (Linneo, 1758), que relaciona amb l'increment de la temperatura de l'aigua de la mar, la tropicalització, a la Mediterrània, substitució que no s'ha apreciat en l'àrea d'estudi. En estat fòssil, ha estat esmentada en el Miocè superior (Tortoniana) de Portugal en ambients d'aigües càlides, infralitorals, de salinitat normal (Santos & Mayoral, 2007; Mocho et al. 2010). Aquesta datació del Tortoniana, assegura una longevitat per a l'espècie superior a 7 milions d'anys. És abundant al Pliocè de Portugal (Gili et al., 1995).

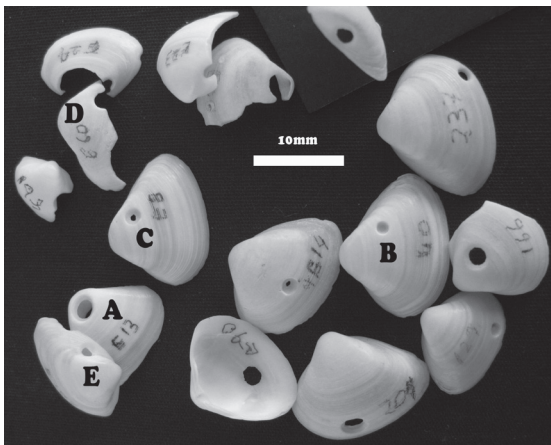


Figura 2 | Valves de *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) amb perforacions del tipus *Oichnus paraboloides* Bromley, 1981. **A)** Perforació completa o funcional. **B)** Incompleta. **C)** No funcional. **D)** Valva fracturada per la perforació

Figure 2 | *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) valves with drillings of the *Oichnus paraboloides* (Bromley, 1981) type. **A)** complete and functional drill. **B)** incomplete. **C)** not functional. **D)** broken valve due to drilling

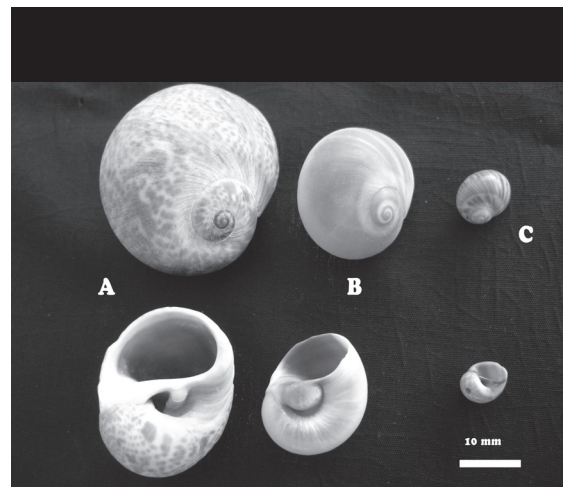


Figura 3 | Naticíids de la tanatocenosi de cala Irta. **A)** *Natica (Naticarius) hebraea* (Martyn, 1784). **B)** *Neverita josephina* Risso, 1826. **C)** *Euspira pulchella* (Risso, 1826).

Figure 3 | Naticidae from the thanatocenoses in Cala Irta. **A)** *Natica (Naticarius) hebraea* (Martyn, 1784). **B)** *Neverita josephina* (Risso, 1826). **C)** *Euspira pulchella* (Risso, 1826).

Els potencials predadors

Els naticids actuals són normalment infaunics. Sovint es colguen a la sorra amb la presa per perforar-la després que l'han immobilitzat amb el peu musculós molt desenvolupat. La perforació la realitzen amb l'acció rotatòria de la ràdula assistida per una secreció àcida d'un òrgan accessori situat a l'extrem ventral de la probòscide (Taylor, 1970).

Natica (Naticarius) hebraea (Martyn, 1784). Família Naticidae. Gasteròpode carnívor perforador. Bentònic. Calvet (1992), a partir d'observacions d'aquari, descriu que el depredador immobilitza la presa pel marge ventral, impeding l'obertura de les valves. Així, impossibilita qualsevol acció de la presa de manera que la proboscis amb els òrgans perforadors queden tant més a prop de l'umbó quan major és el gasteròpode. És conegut que els naticids manipulen les seves preses, i sovint es desplacen sota la superfície de la sorra amb la presa en posició adient per efectuar la perforació (Berg et al., 1975).

Neverita josephinia Risso, 1826. Família Naticidae. Gasteròpode carnívor, perfora les conquilles de les seves preses. Bentònic. Mayoral (1990) indica que els naticids a més d'embolicar la presa amb el seu peu musculós l'orienten en la posició més favorable (parts que afecten les zones vitals, umbons, regió muscular, ...) per realitzar la perforació.

Euspira pulchella (Risso, 1826). Família Naticidae. Gasteròpode carnívor perforador. Bentònic.

Per a la determinació de les espècies trobades s'han utilitzat les següents publicacions: Arduino et al. (1995) i Brunet & Capdevila (2005). Per a la nomenclatura taxonòmica s'ha tingut en compte el catàleg de Chiarelli (1999). En la metodologia de la localització de les perforacions s'ha seguit a Lorenzo & Verde, (2004) i Kelley, (1988), amb adaptacions nostres a la geometria de la conquilla de *S. subtruncata*, que hem dividit en 6 sectors (Figura 4). Per al càlcul dels índexs d'atac (percentatge d'individus que han patit un atac de naticids) i la intensitat de predació (percentatge d'individus que han mort consumits per naticids) s'ha dividit el nombre de valves amb orifici pel nombre total de valves (perforades i senceres) dividit per dos, per obtenir el nombre d'exemplars. Per establir la funcionalitat de les perforacions s'ha seguit a Kitchell et al (1986), que considera no funcionals les perforacions en què el diàmetre intern no és més gran que el 0,5 del diàmetre extern i incompletes quan la perforació no travessa la conquilla (Fig. 2). Les mesures

Espècie	n	%	Amplada
<i>Natica (Naticarius) hebraea</i>	138	43,53	16,2 a 40,5
<i>Neverita josephinia</i>	176	55,52	13,7 a 27,2
<i>Euspira pulchella</i>	3	0,95	6,2 a 10,3
Total	317	100,00	

Taula 1 | Predadors potencials de la família Naticidae recollits a la Cala d'Irta. Mostra inicial selectiva de 3 hores / persona

Table 1 | Potential predators from the Naticidae family collected at "Cala d'Irta". Selective initial sample in 3 man-hours.

s'han pres amb un peu de rei digital i es donen en mm. arrodonides a dècimes de mil·límetre. Per l'anàlisi estadístic, s'utilitza la prova del χ^2 per a la comparació de variables qualitatives i el coeficient de correlació de Pearson per estimar la relació entre variables quantitatives. S'assumeix una distribució normal de les mostres per al càlcul dels intervals de confiança del 95%.

Resultats

En la mostra inicial selectiva dirigida a obtenir tots els naticids i les marques de la seva predació només s'han trobat 3

Espècie	núm	%
Bivalvia	319	89,86
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	285	80,28
<i>Macra stultorum</i> (Linneo, 1758)	20	5,63
<i>Acanthocardia (Rudicardium) tuberculata</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
<i>Tellina (Lacioloia) incarnata</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
<i>Tellina (Peronaea) planata</i> (Linneo, 1758)	2	0,56
<i>Donax (Serrula) trunculus</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
<i>Glycymeris glycymeris</i> (Linneo, 1758) (jov.)	1	0,28
<i>Ostrea edulis</i> (Linneo, 1758) (jov.)	1	0,28
<i>Ostreola stentina</i> (Payraudeau, 1826)	4	1,13
<i>Chama</i> ssp.	2	0,56
<i>Chamelea gallina</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
Gastropoda	15	4,23
<i>Stramonita haemastoma</i> (Linneo, 1766)	1	0,28
<i>Bulla striata</i> (Bruguière, 1792)	1	0,28
<i>Gibbula (Steromphala) rarilineata</i> (Michaud, 1829)	2	0,56
<i>Natica (Naticarius) hebraea</i> (Martyn, 1784)	2	0,56
<i>Neverita josephinia</i> Risso, 1826	1	0,28
<i>Euspira pulchella</i> (Risso, 1826)	2	0,56
<i>Nassarius (Hima) reticulatus</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
<i>Nassarius (Hima) incrassatus</i> (Stroem, 1768)	1	0,28
<i>Nassarius (Sphaeronassa) mutabilis</i> (Linneo, 1758) (jov.)	1	0,28
<i>Hexaplex trunculus</i> (Linneo, 1758)	1	0,28
<i>Galeodea echinophora</i> (Lineo, 1758) (jov.)	1	0,28
<i>Tricolia pullus pullus</i> Linneo, 1758)	1	0,28
Scaphopoda	19	5,35
<i>Antalis inaequicostatum</i> (Dautzenberg, 1891)	19	5,35
Anellida	2	0,56
<i>Serpula</i> ssp.	1	0,28
<i>Ditrupes</i> ssp.	1	0,28
TOTAL <i>Oichnus paraboloides</i>	355	100

Taula 2 | Espècies amb *Oichnus paraboloides* (Bromley, 1981) en una recol·lecció selectiva de 3 hores / persona a la tanatocenosi de la Cala d'Irta (Peníscola, al Baix Maestrat).

Table 2 | Specis with *Oichnus paraboloides* (Bromley, 1981) in a 3 man-hours selective sample in the thanatocenoses at Cala d'Irta site (Peníscola, Baix Maestrat)

espècies a la Cala d'Irta. Una d'elles, *Euspira pulchella* (Risso, 1826), amb una població molt reduïda (Taula 1), que només representa l'1% de la població total de naticíds, és una espècie menuda: l'exemplar més gran tenia una amplada de 10,3 mm. Les altres dues espècies, *Natica (Naticarius) hebraea* (Martyn, 1784) i *Neverita josephinia* (Risso, 1826), d'àmplies poblacions, amb una proporció bastant semblant d'individus i que compten amb exemplars de totes les edats, són gasteròpodes d'una grandària mitjana i són els potencials productors dels *O. Paraboloides*.

S'han portat a la taula 2 les espècies en què s'ha constatat un atac per gasteròpodes de la família Naticidae per la presència de perforacions del tipus *Oichnus paraboloides*.

El ventall de preses explotades pels naticíds és molt ampli: fins a 26 espècies es van recol·lectar. Ocupa un paper preponderant la classe Bivalvia, amb el 90% de les conquilles perforades, que corresponen a 11 espècies diferents. A part del percentatge altíssim de *S. subtruncata*, un 80% del total de les preses, cal destacar la *Mactra stultorum* (Linne, 1758), també de la família Mactridae, amb 20 exemplars, un 5,63%. És significatiu el percentatge, superior al 5%, de la classe Scaphopoda, amb una sola espècie. Els gasteròpodes no formen una part molt important de la dieta dels Naticidae (no arriben al 4% del total), però presenten

Variables	n; %
Valves examinades <i>S. subtruncata</i>	5380
Proporció valves <i>S. subtruncata</i> rebutjades	33,38%
Proporció valves <i>S. s.</i> sobre el total de conquilles	93,68%
Valves perforades	294
Valves no perforades	5086
Proporció valves perforades	5,46%
Número estimats d'individus de <i>S. subtruncata</i>	2690
Índex d'atacs	10,93
Valves amb <i>O. paraboloides</i> funcional	252
Valves amb <i>O. paraboloides</i> no funcional/no completat	42
Proporció perforacions no funcionals	14,29%
Intensitat de predació	9,37%
Valves esquerres amb perforació	156
Valves dretes amb perforació	138
Proporció valves perforades esquerres	53,06%
<i>Oichnus.paraboloides</i> .en la línia de fractura	16
Valves amb <i>O. paraboloides</i> fracturades	80
% <i>O. p.</i> en línia fractura/total <i>O.p.</i>	5,44%
% fracturades per <i>Oichnus p.</i> / Total fracturades amb <i>O.p.</i>	20%
% valves amb <i>O.p.</i> fracturades/total valves amb <i>O.p.</i>	27%

Taula 3 | Resultats de valves de *Spisula subtruncata* amb *Oichnus paraboloides* a la tanatocnosi de Cala d'Irta (Peníscola, al Baix Maestrat). Mostra de 1 Kg.

Table 3 | Analysis of the *Spisula subtruncata* valves with *Oichnus paraboloides* at the Cala d'Irta thanatocnoses (Peníscola, Baix Maestrat). 1 Kg. sample.

una variada distribució que afecta fins a 12 espècies en la mostra, incloent la predació confamiliar, encara que escassa (al voltant del 1% per *N. hebraea* i *N. josephinia*), dels tres potencials predadors.

El resultat de la mostra general d'un 1 Kg ha donat els resultats recollits a la Taula 3. No s'ha trobat cap exemplar de *S. subtruncata* amb les valves articulades. En la resta de bivalves no és freqüent però hi ha alguna a les zones més properes a la línia de l'aigua després de temporals. No s'ha trobat en les valves de *S. subtruncata* cap perforació del tipus *Oichnus simplex* (Bromley, 1981) perforació cilíndrica amb el marge més irregular que s'associa a gasteròpodes murícids (Mayoral, 1990; Hoffman & Martinell, 1984; Taylor et al., 1983).

La proporció de valves amb perforacions és del 5,69%. Només és necessària la perforació d'una de les dues valves per a facilitar el consum de la presa, per la qual cosa, si es vol fer un càlcul de la pressió sobre la població, s'ha d'establir prèviament el nombre d'individus a través de la divisió en dos del total de valves.

L'índex d'atacs de naticíds sobre *S. subtruncata* en les valves conservades en la tanatocnosi de la cala d'Irta és de l'11%. D'aquests atacs només un 14% (n = 294) de casos no van acabar amb el consum de la presa, com podem deduir de l'existència d'una perforació incompleta, bé perquè no ha arribat a l'interior o bé perquè no és funcional en el sentit indicat per Kitchell et al. (1986) ja que les dimensions del diàmetre interior no arriben al 50% de l'exterior, una dada que permet interpretar que el predador ha interromput la perforació per les causes que siga. El grau d'eficiència dels naticíds és per tant molt alt: el 86% dels atacs iniciats conclouen amb èxit. Poques preses aconsegueixen escapar, si més no quan la perforació ja s'ha iniciat.

A més, tampoc cometen errades. Apareixen poques valves amb més d'un forat. Dues entre 294, el 0,7%, i en ambdós casos es tracta d'un intent no completat i un funcional, que per les dimensions de la perforació podien ser del mateix predador (Valva núm. 81. Diàmetre extern de l'orifici incomplet: 1,3 mm. Diàmetre extern de l'orifici funcional: 1,5 mm; valva núm. 107, I 2,3, mm F 2,2 mm). Si descomptem els atacs fallats, la intensitat de predació sobre la població de *S. subtruncata* per part del naticíds és d'un 9,37% (95% interval de confiança 8,59-10,15; p < 0,01).

A la mostra general, la dominància de *S. subtruncata* és de 93,68%, molt alta. Com es pot comprovar a la taula 4, aquesta dominància no ve condicionada pel lloc de la tanatocnosi on es va realitzar l'extracció de la mostra. En totes les ubicacions es registren nivells similars de dominància, coherents amb el resultat obtingut en la mostra general. La mostra 11 es va ampliar de manera selectiva amb conquilles de grans dimensions de l'entorn per a completar la riquesa d'espècies i no té valor estadístic a aquests efectes.

Analitzades el total de conquilles perforades de les tres mostres (n = 536) s'aprecia una desproporció de valves esquerres del 53'92%, no significativa (p < 0,05). El total de valves per a una mostra més potent, de n = 3165, presenta un desequilibri del mateix signe i encara amb un percentatge

Mostra núm.	Localització dins la cala	Distància aigua m	Valves <i>S. subtruncata</i>	Altres conquilles	Proporció <i>S. subtruncata</i>
1	Extrem S-O	1	430	15	96,63
2	Extrem S-O	3	370	18	95,36
3	Centre	0	161	0	100,00
4	Centre	3	393	0	100,00
5	Centre	6	376	28	93,07
6	Centre	9	357	22	94,20
7	Centre	12	198	16	92,52
8	Centre	15	145	18	88,96
9	Centre	18	249	12	95,40
10	Centre	21	203	15	93,12
11*	Centre	24	64	134	32,32*
12	Extrem N-E	3	219	7	96,90
	Total		3165	285	91,74
	Total sense 11		3101	151	95,36

Taula 4 | Localització dins de la Cala d'Irta de les diverses mostres per al control de la dominància de *S. subtruncata*. *Mostra en part selectiva cercant diversitat.

Table 4 | Spatial location in "Cala d'Irta" of the samples used for calculating the Dominance Index of *S. subtruncata*. *Partially selective sample in search of diversity.

superior: 56,70%, que és significatiu per a una $p < 0,01$.

Les dades observades sobre el lloc on el predador realitza la perforació, segons els sectors establerts a la Fig. 4, es recullen a la Taula 5. Les dades permeten rebutjar la hipòtesi nul·la: que el lloc de les perforacions responga a l'atzar amb una freqüència proporcional a la superfície de cada sector. Ja que el χ^2 total obtingut, 607,42, és molt superior al màxim de 20,51 (per a 5 graus de llibertat i $p < 0,001$). Per tant, s'accepta la hipòtesi alternativa: que el depredador té preferència per uns llocs concrets a l'hora de perforar. És a dir, que realitza una selecció del lloc on perfora. El valor de les desviacions respecte als esperats indiquen el sentit i la intensitat de la preferència. Hi ha una marcada preferència pel sector 1, zona umbonal, i un rebuig dels sectors 5 i 6 les àrees més ventrals.

S'ha analitzat la relació entre la grandària del depredador i la mida de la presa. En les preses, s'ha considerat la longitud màxima anterior-posterior. Per al depredador, s'ha considerat el diàmetre extern de la perforació, ja que aquesta mesura està en relació a la mida del caçador (Hoffman & Martinell, 1984; DeAngelis, Kitchell & Post, 1985). Com s'han descartat les valves en què no es podia mesurar la longitud, per estar fracturades, la mostra ha quedat reduïda a 359 unitats. Els resultats (Figura 5) indiquen un coeficient de correlació de 0,433, que és significatiu per a una $p < 0,001$ (95% interval de confiança 0,345-0,513).

Discussió

Els gasteròpodes carnívors perforadors de la família Naticidae del litoral de la serra d'Irta consumeixen gairebé únicament mol·luscs, encara que s'ha constatat la predació sobre anèl·lids, amb un percentatge que no arriba a l'1%. Mostren una clara preferència en l'elecció de la presa per la classe Bivalvia, que pot suposar el 90% de la seva dieta. I dins d'aquesta espècie, la família Mactridae suposa el 86% del total. *S. subtruncata* és l'espècie més freqüentment consumida (80%). La majoria de restes són infauniques.

Taylor et al. (1983) indiquen com a hipòtesi d'evolució general que, en el Cenozoic inferior, les preses dels gasteròpodes perforadors havien estat principalment de la classe Gastropoda i que, en el Cenozoic superior i en l'actualitat, les preses principals són els bivalves. Però, com passa amb els naticids del litoral de la serra d'Irta, també preden sobre escafòpodes (un 5%, sobre una sola espècie) i gasteròpodes (un 4%; 12 espècies). En l'elecció de la presa influeixen diversos aspectes com la disponibilitat, òbvia en el cas de *S. subtruncata*, i potser les característiques de la closca, el gruix i el fet de no tenir elements defensius (costelles, cordons, espines, etc.) que dificulten la perforació. També es desprèn una clara preferència per les espècies infauniques. Una estratègia general ha estat indicada per al comportament dels predadors: maximitzar el resultat amb els mínims esforç i risc, optimitzar la ràtio cost / benefici en l'obtenció

Sector	O	P	E	O-E	χ^2	χ^2/E
1	298	0,17	91,12	206,88	42799,33	469,70
2	65	0,16	85,76	-20,76	430,98	5,03
3	51	0,13	69,68	-18,68	348,94	5,01
4	73	0,14	75,04	-2,04	4,16	0,06
5	22	0,19	101,84	-79,84	6374,43	62,59
6	27	0,21	112,56	-85,56	7320,51	65,04
n	536	1	536	0	57278,36	607,42

Taula 5 | Lloc dels *Oichnus paraboloides* sobre *S. subtruncata* per sectors de la Fig. 4. O: valors observats; P: probabilitat a l'atzar segons superfície; E: valors esperats.

Table 5 | Localization of the *Oichnus paraboloides* on *S. subtruncata* by sectors shown on Fig. 4. O: observed values; P: random probability of occurrence; E: expected values

d'energia (Hoffmann & Martinell, 1984). Per a De Angelis et al. (1985), l'elecció depèn de la mida i la morfologia de la presa.

Una altra dada a ressaltar a partir de la informació obtinguda és l'escassa intensitat de la predació confamiliar, almenys sobre els naticids dominants, que se situa al voltant de l'1%. El cas de la Euspira apunta una situació diferent, d'intensa depredació, però l'escàs nombre d'exemplars no permet fer majors valoracions. No obstant això, el canibalisme dins del grup taxonòmic familiar és molt escàs respecte a altres ecosistemes (Martinell et al., 2010) i potser indicaria que no hi ha una gran pressió sobre l'espècie per falta de recursos alimentaris. Una dada més que apuntaria a un ecosistema madur i estable, sense problemes per al conjunt de la població, tant de predadors com de preses.

Stanton i Nelson (1980) han suggerit que el canibalisme i el consum d'una gran diversitat de tipus de presa indiquen falta d'eficiència en l'alimentació dels naticids de l'Eocè. Nosaltres estariem d'acord només en part amb aquesta hipòtesi: subscriuríem que el canibalisme pot indicar falta d'eficiència, i ens manifestariem en contra del segon. En primer lloc, i per camins diferents, el baix percentatge d'atacs fallats, la inexistència d'errors (dues perforacions funcionals en una valva), l'elecció del lloc de les perforacions (les zones vitals, umbons i zona muscular), ens permet deduir una alta eficiència dels naticids del litoral de la serra d'Irta. És cert que trien la presa i que el major component de la seva dieta és l'espècie absolutament dominant. O siga que en disposa d'àmplies poblacions que poden furnir, elles soles, les necessitats dels depredadors. Per tant, interpretem que no hi ha canibalisme confamiliar perquè no és necessari, ja que no existeix pressió alimentària ni cap necessitat d'autocontrol de

la pròpia població davant les restriccions d'aliment. Aquesta conclusió seria conforme amb el postulat de Stanton i Nelson (1980), segons el qual els naticids preden molt eficientment, almenys sobre *S. subtruncata*, i no es veuen empenyos cap a la predació confamiliar. Però discrepem en l'altra circumstància. D'entrada, en el nostre cas no es donen les dues condicions de l'afirmació d'Stanton i Nelson: no hi ha canibalisme però sí que hi ha una gran diversitat de tipus de preses. Ara bé, per a nosaltres la diversitat de víctimes no es pot interpretar com una falta d'eficiència, ans al contrari. De fet, l'absoluta dependència d'una sola presa pot ser una estratègia perillosa, gens eficient si incloem la variable temps, i fins i tot a curt termini, durant la vida d'un individu, supeditat a les alteracions brusques en la població de la presa habitual. El fet de mantenir una àmplia gamma de preses, fins a 26 n'hem registrat, a banda de diversificar la dieta (element que no podem valorar), confereix al depredador unes possibilitats majors de supervivència davant de qualsevol caiguda eventual en la població de la seva presa principal, i, per tant, fa augmentar la seva eficiència evolutiva. No oblidem que *S. subtruncata*, sense anar més lluny, presenta una notable variació estacional que, en alguns casos, suposa la seva pràctica desaparició a la tardor (Sardà et al., 1999, 2000). Tot i no tenir constància que aquesta situació tan radical pugui donar-se en la nostra àrea d'estudi, com ocorre a la badia de Blanes, la predació sobre un ventall ample de preses (bivalves, gasteròpodes, escafòpodes o fins i tot anèl·lids) li donaria una major capacitat de supervivència. D'altra banda, el consum de gran varietat de preses no sembla disminuir en res l'eficiència, almenys sobre la predació de *S. subtruncata*, per part dels naticids del litoral de la serra d'Irta (*N. hebraea* i *N. josephinia*).

La intensitat de predació dels naticids sobre *S. subtruncata* està al voltant del 10%. O potser hauríem de dir que és d'almenys el 9,37%, d'acord amb les valves conservades en la tanatocenosi, ja que, com ha indicat Roy et al. (1994), existeix un risc de biaix, una subestima, produït per la possible menor resistència al trencament de les valves perforades. Aquests autors han calculat la resistència al trencament de les valves perforades a la zona umbonal, que és també la dominant en el nostre cas, i de les no perforades de l'espècie actual, *Mulinia lateralis*, (de forma subtriangular i dimensions similars a *S. subtruncata*). I n'han obtingut resultats estadísticament significatius, segons els quals s'observa una major fragilitat en les valves perforades. No es coneixen estudis de càlcul de la resistència a la fractura en *S. subtruncata*. Certament, tot el material de la tanatocenosi ha estat transportat des del seu hàbitat com a mínim unes desenes o centenars de metres, i sotmès, per tant, al treball de les ones. Ni una sola ha aparegut amb les valves articulades. De fet, en la mostra general per al càlcul de la intensitat de la predació s'han descartat un 33% (per $n = 4.462$) de les valves ja la part de la conquilla que mancava no permetia apreciar si estaven perforades. Parlem, doncs, d'un nivell de fragmentació gens menyspreable i al qual s'haurien d'afegir els fragments que no disposaven d'umbó i que, per tant, no es van considerar. Aquests dos factors apunten la possibilitat que

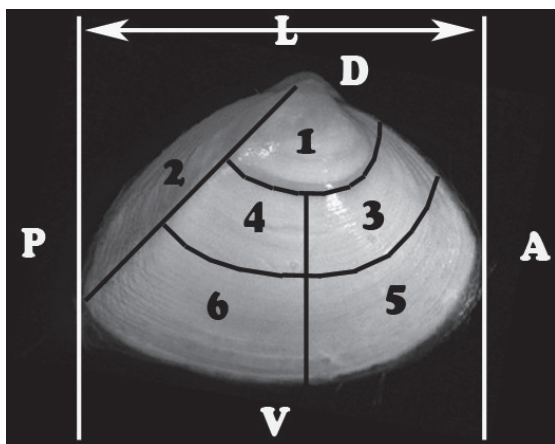


Figura 4 | Sectors en què s'han dividit les valves (la dreta en la foto) per a l'estudi del punt on es realitza la perforació. L: longitud, distància màxima anterior posterior. A: Zona anterior. P: zona posterior. D: zona dorsal. V: zona ventral.

Figure 4 | Drilling points were tabulated using sectors in the valves (right in the picture). L: maximum width. A: anterior end. P: posterior end. D: dorsal surface. V: ventral surface

pogués existir alguna subestima de la intensitat de predació per la pèrdua diferencial, més gran en les valves perforades, a causa del seu major risc de fragmentació. No obstant això, i seguint els suggeriments dels esmentats autors (Roy et al, 2004: 410), s'han comptabilitzat els exemplars amb *Oichnus* amb una fractura que talla, precisament, la perforació. Suposen un 5% respecte del total de perforacions íntegres. Un 20% respecte al total de valves amb *O. paraboloides* i fractura ($n = 80$). Dades que no apunten que la perforació contribueixca significativament al trencament de les conquilles. Però la hipòtesi que no hi haja cap efecte d'increment de la fragilitat per la perforació resulta contrària a la teoria. Físicament, una perforació per força ha de debilitar la resistència al trencament de l'estructura de la conquilla. D'altra banda, cal apuntar la dificultat d'apreciar, en un fragment que ha rotat, l'existència en la vora d'un *Oichnus*; per tant, s'han seleccionat els casos clars i s'han rebutjat els dubtosos. De tot això interpretem que no s'ha de descartar una subestima de la intensitat de predació per aquesta causa, però a partir de les dades de què disposem no podem apuntar que aquesta siga important. D'altra banda, també en el denominador hi pot haver un biaix important de sentit contrari: una part de la població de *S. subtruncata* pot ser consumida per altres predadors matxucadors, per exemple peixos, cefalòpodes o decàpodes, que destrüisquen o fragmenten de tal manera la petxina que aquesta no es conserve, almenys en condicions d'entrar en la nostra mostra, que ha descartat totalment qualsevol fragment que no incloga una part de l'umbó, això és, disminuint la població aparent que queda a la tanatocenosi, reduint el denominador, sobreestimant, per tant, la predació que conserva les conquilles. Aquesta qüestió ja ha estat apuntada per alguns autors (Green, RH, 1968; Taylor et al., 1983). En tot cas, només disposem de la informació de les valves perforades respecte a les que s'han conservat, el percentatge aparent que va ser consumit per naticíds. El que podem afirmar és que existeix una predació

generalitzada i que ens movem en una intensitat de predació important, al voltant del 10%, però que no suposa cap perill per a la viabilitat de la població de *S. subtruncata*.

El grau d'eficiència mostrat pels naticíds és elevat. El nombre de perforacions mitjà per valva és de 1,003. En els dos casos de 2 perforacions en una sola valva, una d'elles era incompleta, fet que cal interpretar com un intent fracassat o interromput que després s'ha completat amb èxit, ja que l'altra era funcional, potser feta pel mateix caçador, ja que els diàmetres de les perforacions són molt similars. No hi ha cap cas de 2 perforacions funcionals en una mateixa valva. S'ha trobat un sol cas de perforació inversa.

Del total d'atacs registrats (294), només 42 no van resultar funcionals. El percentatge d'èxit, doncs, una volta iniciada la perforació, és del 86%.

Hem previst la possibilitat de l'existència d'una preferència per part dels naticíds en l'elecció de la valva, dreta o esquerra, en la qual practiquen la perforació (potser per la pròpia lateralitat del gasteròpode), ja que l'estudi de la proporció de la valva esquerra sobre el total presenta una irregularitat: un 54,1% de les valves perforades són esquerranes, quan el que s'espera en una espècie equivalva hauria de ser el 50%, si més no en mostres grans. Però la mostra que hem fet servir ($n = 536$) no dona valors significatius per $p < 0,05$; ho serien en canvi per a $p < 0,1$. La nostra interpretació és que, amb les dades de què disposem, no podem afirmar cap preferència del depredador sobre la valva a perforar. En canvi, amb una mostra més potent ($n = 3165$), el conjunt de les valves presenta un desequilibri en el mateix sentit i més intens: un 56,7% de valves esquerranes, que és significatiu per a una $p < 0,001\%$). Les causes es desconeixen. Roy et al. (1994) no van obtenir diferències significatives entre la resistència al trencament de la valva dreta i la valva esquerra en *Mulinia lateralis* i suggereixen que les pèrdues degudes a la fragmentació haurien de ser similars per a les dues valves en les espècies equivalents i, en aquest cas, si persisteixen

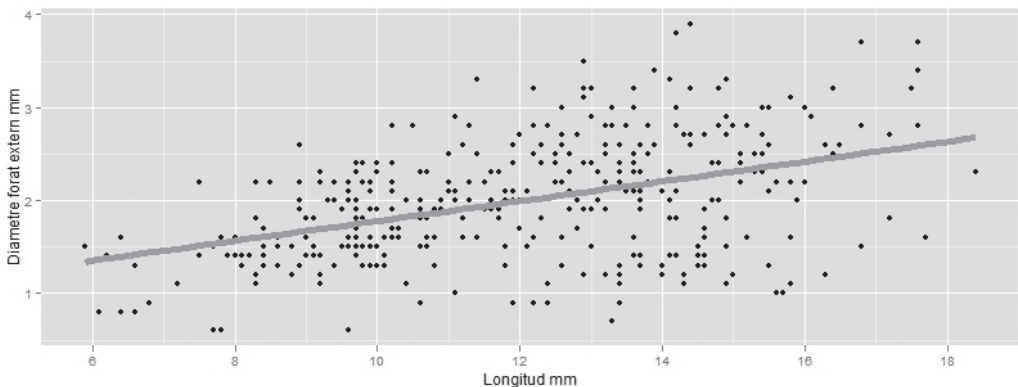


Figura 5 | Relació entre la longitud de les valves de *S. subtruncata* i el diàmetre extern de la perforació. Coeficient correlació 0,433; $n = 359$.

Figure 5 | Relationship between valve length in *S. subtruncata* and the external diameter of the drill. Correlation index 0.433; $n=359$

diferències haurien de ser causades pel tipus de classificació i arrossegament fins a la tanatocenosi des de la biocenosi. Nosaltres hem conclòs que, amb la mostra disponible, no s'aprecia preferència en l'elecció de la valva pels predadors i no disposem d'una hipòtesi concloent per explicar l'excés de valves esquerranes que es dona en la tanatocenosi.

La tendència dels naticids a seleccionar el punt concret on fer la perforació ja ha estat indicat per diversos autors (Mayoral, 1990; Lorenzo & Verde, 2004). I discutida per Calvet (1992), que indica que la selecció està determinada per la posició del gasteròpode, que immobilitza les preses per la zona ventral de manera que la proboscis queda més propera a la zona umbonal. En tot cas, hi hauria una estereotipicitat, perquè hi hauria una pauta de comportament que es repeteix: la tècnica d'immobilitzar el bivalve per la zona ventral de forma que s'impedísca l'obertura de les valves i s'anule qualsevol moviment. De fet, les dues postures no són, en el fons, tan diferents. Els elevats percentatges de perforació en algunes zones concretes no poden ser explicades per la forma de l'atac. És possible que aquesta preferència, en el nostre cas, tinga com a causa la possibilitat d'accedir al múscul adductor posterior, que és el que permet obrir les valves de la presa, l'anul·lació del qual pot facilitar la ingesta completa de la presa. Els sectors 1, 2 i 4, que donarien accés a la zona posterior, suposen prop del 80% del total de perforacions. Sembla, a més, que els naticids s'adapten a la morfologia de la presa: en el cas de la *S. subtruncata* hi ha una notable proporció en el sector 2 (Fig. 4; lletra E de la Fig. 2), el que correspon a la part dorsal posterior, que permetria tallar el múscul adductor posterior perpendicularment al sentit de les seves subjeccions, la qual cosa suposaria la immediata obertura de les valves. En

conclusió, hem contrastat una alta estereotipicitat en els *O. paraboloides* perforats sobre *S. subtruncata*, una alta fidelitat en la repetició de la posició dels orificis produïts.

Els naticids seleccionen la presa en funció de la seu pròpia mida i de les dimensions de la víctima. Triada una espècie concreta, desapareixen totes les altres variables que influeixen en l'elecció (risc potencial de la presa, de resposta agressiva, de facilitat d'escapar, dificultat per la morfologia, gruix, estructures defensives, etc. de la closca específica) i queda únicament la grandària. Una presa major suposa més quantitat d'aliment (major aportació d'energia) però també haver de perforar una conquilla més gruixuda (i consumir més energia per accedir a l'aliment), de manera que el predador intentarà accedir al màxim d'energia possible amb el mínim cost energètic per a obtenir-la. Sempre amb el límit de la pròpia capacitat de consum. Per tant, si això és així, hi haurà d'haver una correlació entre la grandària del depredador, que s'infereix del diàmetre extern de la perforació, i la grandària de la presa, que hem obtingut mesurant la seva longitud màxima. Les dades del nostre treball (figura 5) confirmen una selecció de la mida de la presa per part del depredador, amb un coeficient de correlació de 0,433, molt significatiu (per a una $p < 0,001$).

Agraïments

A Vicent Gual Ortí, per la col·laboració en la composició de les figures. A Alberto Arnedo Pena, per la revisió de les qüestions estadístiques. Als revisors pels suggeriments fets que han contribuït a millorar el treball.

Bibliografia

- Arduino, G.; Locatelli, B.; Orlando, F.; e Repetto, G. 1995.** Catalogo illustrato delle conchiglie marine del Mediterraneo. Edizione Associazione Amici del Museo Federico Eusebio. Alba (Italia).
- Bequiraj, S., Kashta, L. Kuçi, M. Kasemi, D. Mato, X Gace. A. 2007.** Benthic macrofauna of *Posidonia oceanica* meadows in the Albanian coast. *Natura Montenegrina, Podgorica*, 7 (2): 55-69.
- Berg, C.J. & Nishenko, S. 1975.** Stereotypy of predatory boring behavior of Pleistocene naticid gastropods. *Paleobiology*, vol.1: 258-260
- Bianchi, C.N. 2007.** Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean sea. *Hidrobiologia*, 580: 7-21.
- Brasseur, P.; Becker, J.M., Brankart, J.M. & Schoenauer, R. 1996.** Seasonal temperature and salinity fields in the Mediterranean Sea: climatological analyses of an historical data set. *Deep Sea Research* 42 (2): 159-192.
- Bromley, R.G. 1981.** Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica*, 16 (1-2): 55-64.
- Brunet, J. i Capdevila, M. 2005.** Atlas malacològic del delta de l'Ebre. Editor Joan Brunet Navarro. Sant Carles de la Ràpita.
- Cardoso, J.F.M.F., Witte, J. & van der Veer, H.W. 2007.** Growth and reproduction of the bivalve *Spisula subtruncata* in Dutch coastal waters. *Journal of Sea Research*, 57 (4): 316-324.
- Carriker, M.R. & Yochelson, E.L. 1968.** Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings. U.S. Geological Survey Professional Paper. 593-B: 1-26.
- Calvet i Catà, C. 1992.** Borehole site-selection in *Naticarius hebraeus* (Chemnitz in Karsten, 1769) (Naticidae: Gastropoda)? *Orsis*, 7: 57-64.
- Chiarelli, S. 1999.** Nuovo Catalogo delle Conchiglie Marine del Mediterraneo. Società italiana di Malacologia.
- De la Ossa, J.A., Ruso, Y.P., Giménez, F. & Sánchez, J.L. 2008.** Effects of sewage discharge in *Spisula subtruncata* (da Costa 1778) populations. *Arch Environ Contam Toxicol*, 54: 226-235.
- DeAngelis, D.L., Kitchell, J.A. and Post, W.M. 1985.** The influence of naticids predation on evolutionary of bivalve prey: conclusions from a model. *The American Naturalist*, vol. 126, núm. 6: 817-842.
- Decret 108/2002, de 16 de juliol, del Govern Valencià,** de Declaració del Parc Natural de la Serra d'Irta i de la Reserva Natural Marina d'Irta. *Diari Oficial Generalitat Valenciana*, núm. 4298, 23/07/2002.
- Fraschetti, S. Covazzi, A., Chiantore, M. and Albertelli, G. 1997.** Life-history traits of the bivalve *Spisula subtruncata*

(da Costa) in the Ligurian Sea (North-Western Mediterranean): The contribution of newly settled juveniles. *Scientia Marina*, 61 (Supl.2): 25-32.

Gili, C. 1995. Pliocene nassaiids (Mollusca: Neogastropoda) of central-west Portugal. *Tertiary Research*, 15 (3): 95-110.

Green, R.H. 1968. Mortality and stability in a low diversity subtropical intertidal community. *Ecology*, 49: 848-854.

Hoffman, A. and Martinell, J. 1984. Prey selection by naticid gastropods in the Pliocene of Emporda (Northeast Spain). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 7: 393-399.

Kelley, P.H. 1988. Predation by Miocene gastropods of the Chesapeake Group: stereotyped and predictable. *Palaios*, Vol.3, núm. 4: 436-448.

Kitchell, J.A.; Boggs, C.H.; Rice, J.A.; Kitchell, J.F.; Hoffmann, A. & Martinell, J. 1986. Anomalies in naticid predatory behavior: a critique and experimental observations. *Malacologia*, 27 (2): 291-298.

Kiorboe, T. & Mohlenberg, F. 1981. Particle Selection in Suspension-Feeding Bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, Vol.5: 291-296.

Lorenzo, N. & Verde, M. 2004. Estructuras de biosión en moluscos marinos de la formación Villa Soriano (Pleistoceno tardío-Holoceno) de Uruguay. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (3): 319-328.

Martinell, J., Domenech, R. Aymar, J., Kowalewsky, M. 2010. Confamilial predation in Pliocene naticid gastropods from Southern France: utility of preexisting collections in quantitative paleoecology. *Palaios*, v.25: 7 p.

Martinez, J. Adarraga, I. 2003. Estructura y evolución temporal de los sedimentos y de las comunidades bentónicas afectadas por los vertidos de un colector de aguas residuales en San Sebastian (Guipúzcoa) (Golfo de Vizcaya). *Boletín Instituto Español de Oceanografía*, 19 (1-4): 345-370.

Mayoral, E. 1990. Implicaciones etológicas y significado de la estereotipicidad de *Oichnus* Bromley durante el plioceno de la cuenca del bajo Guadalquivir (SO España). *Estudios Geológicos*, 46: 347-354.

Neumann, A.C. 1966. Observations on coast erosion in Bermuda and measurements of boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11: 92-108.

Newton, C.R. 1983. Triassic origin of shell-boring gastropods. *Geol. Soc. Amer. Abstr. Progr.*, 15: 652-653.

Mocho, P., Pereira, S., Lourenco, J. 2010. Bivalves marinhos do Miocénico superior (Tortonian inferior) da Foz do Rego (Costa de Caparica, Portugal). *Revista Electrónica de Ciências da Terra Geosciences On-line Journal*, Volume 17, n. 5: 1-4.

Kierboe, T. & Mohlenberg, F. 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, vol. 5: 291-296.

Roy, K., Miller, D.J. & Labarbera, M. 1994. Taphonomic bias in analyses of drilling predation: effects of gastropod drill holes on bivalve shell strength. *Palaios*, v.9: 413-421.

Rueda, J.L., Gofas, S. Urra, J. and Salas, C. 2009. A highly diverse molluscan assemblage associated with eelgrass beds (*Zostera marina* L.) in the Alboran sea: Micro-habitat preference, feeding guilds and biogeographical distribution. *Scientia Marina* 73 (4): 679-700.

Rufino, M., Gaspar, M., Pereira, A., Maynou, F. and Monteiro, C. 2010. Ecology of megabenthic bivalves communities from sandy beaches on the south coast of Portugal. *Scientia Marina*, 74(1): 163-178.

Santos, A. & Mayoral, E. 2007. Palaecología de la malacofauna de bivalvos del Mioceno superior de Cacela (SE Portugal). *Treballs del Museu Geologic de Barcelona*, 15: 25-49.

Sardà, R., Pinedo, S. & Martin, D. 1999. Seasonal dynamics of macroinfaunal key species inhabiting shallow soft-bottoms in the Bay of Blanes (NW Mediterranean). *Acta Oecologica*, 20 (4): 315-326.

Sardà, R., Pinedo, S., Gremare, A. and Taboada, S. 2000. Changes in the dynamics of shallow sandy-bottom assemblages due to sand extraction in the Catalan Western Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 1446-1453.

Stanton, R.J. & Nelson, P.C. 1980. Reconstruction of the trophic web in paleontology: community structure in the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas). *Journal of Paleontology*. 54: 118-135.

Taylor, J.D. 1970. Feeding habits of predatory gastropods in a Tertiary (Eocene) molluscan assemblage from the Paris basin. *Paleontology*, Vol. 33: 254-260.

Taylor, J.D., Cleavelly, R.J. & Morris, N.J. 1983. Predatory gastropods and their activities in the blackdown Greensand (Albian) of England. *Paleontology*, vol. 26, Part. 3: 521-553.

Tebble, N. 1966. British bivalves seashells: a handbook for identification. The British Museum, London.

Van Dalfsen, J.A. & Essink, K. 2001. Benthic community response to sand dredging and shoreface nourishment in dutch coastal waters. *Senckenbergiana maritima*, 31 (2): 329-332.

Yonge, C.M. 1948. Cleansing mechanisms and the function of the fourth pallial aperture in *Spisula subtruncata* (da Costa) and *Lutraria lutraria* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 27: 585-596.

Zenetos, A., Vardala-Theodorou, E. and Alexandrakis, C. 2005. Update of the marine Bivalvia Mollusca checklist in Greek waters. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 85: 993-998.

Cita recomendada:

González de la Lastra, M. A., Forner, E., González de la Lastra, P. 2012. Estudi de la depredació de Naticidae (Gasteropoda) sobre *Spisula subtruncata* (Bivalvia) al litoral de la Serra d'Irta (Peníscola, Mediterrània occidental). pp. 83-92. Ateneu de Natura, Castelló.