

Cavidades, mordiscos y peladas: herramientas para determinar la importancia trófica de una especie en desvanecimiento dentro del delta del río Colorado, México

Carlos E. Cintra-Buenrostro* & Karl W. Flessa**

Resumen

Cavidades, mordiscos y peladas: herramientas para determinar la importancia trófica de una especie en desvanecimiento dentro del delta del río Colorado, México. *Mulinia coloradoensis* era el molusco dominante en las aguas someras del delta del río Colorado, previamente a la construcción de embalses y al desvío de agua dulce; en contraste, ahora sólo se presentan en pequeñas poblaciones. La disminución en la abundancia del bivalvo posiblemente es resultado del incremento en salinidad del sistema debido al descenso del flujo dulceacuícola. El uso de técnicas paleoecológicas permitió conocer la frecuencia de perforación y pelado en las valvas, demostrando la importancia de *M. coloradoensis* como alimento en el ecosistema previo a los embalses. Acorde al análisis de al menos 600 almejas, la presión ejercida por depredadores (gasterópodos y cangrejos) fue similar en todo el delta. Entre el 5-55% de las conchas fue atacada por al menos uno de los depredadores. En general, la depredación por gasterópodos disminuye hacia el sur mientras que la atribuida a portunidos aumenta en dicha dirección. La reducción en la abundancia del bivalvo posiblemente disminuyó el tamaño de las poblacio-

Abstract

Holes, nibbled and peeled scars: tools to determine the trophic importance of a vanishing species in the Colorado River Delta, Mexico. *Before upstream dams and water deviations, Mulinia coloradoensis was the dominant mollusk but nowadays only small populations occur in shallow assemblages of the Colorado River Delta. Salinity increments, resulting from the diminished flow of freshwater to the delta, likely caused the clams decline. If M. coloradoensis was an important food resource, its decline may have led to the decline of its predators and other species higher in the food web. Paleoecological evidence for predation by drilling gastropods and peeling crabs showed the clams ecological importance as a food resource in the pre-dam delta ecosystem. Analysis of at least 600 clams indicates similar predation pressure, by either crabs or gastropods, throughout the delta. Between 5-55% of the shells were attacked by either kind of predator. In general, predation by snails decreased southwards while crab predation decreased northwards. Clam's population decline probably decreased its predator population sizes perhaps affecting higher levels in the trophic web. Thus, paleoecological approaches can be used to assess the*

Resumé

Cavités, morsures et pelures: instruments de détermination de l'importance trophique d'une espèce en disparition dans le delta de la rivière Colorado, Mexique. *Mulinia coloradoensis* était un mollusque dominant dans les eaux sommaires du delta de la rivière Colorado, avant l'introduction de barrages et la déviation d'eau douce ; par contraste, maintenant il se présente seulement en petites populations. La diminution de l'abondance du bivalve est possiblement le résultat de l'augmentation en salinité du système due a baisse du flux d'eau douce. L'usage de techniques paléoécologiques a permis de connaître la fréquence de perforation et de pelure dans les valves, démontrant l'importance de *M. coloradoensis* comme aliment dans l'écosystème, avant les barrages. Suivant l'analyse d'au moins 600 palourdes, la pression exercée par les prédateurs (gastéropodes et crabes) a été similaire dans tout le delta. Entre 5 et 55% des coquilles ont été attaquées par au moins un des déprédateurs. En général, la prédation par gastéropodes diminue vers le sud, tandis que celle attribuée aux portunides augmente dans la dite direction. La réduction dans l'abondance du bivalve a

Dept. of Geosciences, University of Arizona, Tucson AZ 85721, USA
Tel: (520) 626-5275, Fax: (520) 626-2672
e-mail: (*) ccb@geo.arizona.edu, (**) kflessa@geo.arizona.edu

Nes de sus depredadores, afectando así eslabones de mayor jerarquía en la cadena trófica. De esta manera, se evaluaron las consecuencias de cambios ambientales por acción humana, aún cuando se carece de la evidencia física de los depredadores mediante el uso de análisis paleoecológicos.

trophic consequences of human-caused environmental change even if the skeletal remains of predators are not available.

Possiblement diminué la taille de la population prédatrice, affectant ainsi des strates de majeure hiérarchie dans la chaîne trophique. En résumé, les conséquences des changements environnementaux dus à l'action humaine ont été évalués, même quand il manque l'évidence physique des prédateurs, à travers l'utilisation d'une analyse paléoécologique.

Palabras clave: Bivalvos, Moluscos, Depredación, Río Colorado, Golfo de California.

Key words: Bivalves, Mollusks, Predation, Colorado River, Gulf of California.

Mots clefs: Bivalves, Mollusques, Prédation, Rivière Colorado, Golfe de Californie

Introducción

Desde el segundo lustro de la década de 1930 el estuario del río Colorado ha sido transformado por la construcción de presas y el desvío dulceacuícola (Lavín *et al.* 1998, Kowalewski *et al.* 2000, Rodríguez *et al.* 2001a). El flujo de agua dulce al estuario ($16-18 \times 10^9 \text{ m}^3$ por año) en la época previa a los embalses ha disminuido drásticamente; en la actualidad el agua superficial del río arriva al golfo de California sólo en años inusualmente húmedos (Zamora-Arroyo *et al.* 2001). En las últimas dos décadas, el restablecimiento parcial de la inundación por agua ribereña, así como la descarga esporádica proveniente de las reservas, flujos agrícolas y desagües municipales han servido para explicar la restauración parcial del delta (Luecke *et al.* 1999); además las poblaciones de camarones se han beneficiado por dichas descargas controladas (Galindo-Bect *et al.* 2000) y quizá algunas otras especies podrían verse favorecidas con ese aporte.

Dentro de las modificaciones resultantes del desvío de agua dulce en el estuario se encuentran: un aumento en la salinidad (Rodríguez *et al.* 2001a), alteraciones en la circulación (Lavín *et al.* 1998), disminuciones o nulificación del aporte de sedimentos al delta (Thompson 1968, Carriquiry y Sánchez 1999), descensos en la productividad estuarina (Kowalewski *et al.* 2000), y reducciones drásticas en la población del bivalvo planctívoro y miembro de la infauna, *Mulinia coloradoensis* (Dall, 1894) (Rodríguez *et al.* 2001a-b).

Mediante análisis isotópicos de oxígeno en conchas de esta especie y observando el decremento en su abundancia conforme incrementa la distancia desde la boca del río, Rodríguez *et al.* (2001a-b) determinaron que *M. coloradoensis* habita aguas salobres. La densidad poblacional estimada para *M. coloradoensis* previamente a los embalses o periodo "pre-embalses" oscila entre 25-50 individuos/ m^2 ; arrojando poblaciones contemporáneas promedio de 6×10^9 bivalvos, cifra conservadora al considerar la duración del flujo ribereño natural (Kowalewski *et al.* 2000). Aún cuando se puede criticar la extrapolación seguida por estos autores, se sabe que en la bahía de Chesapeake el oportunista pero altamente competitivo bivalvo, *Mulinia lateralis* (Say, 1822) recurre a densas explosiones periódicas (20-37 almejas/ m^2) (Virnstein 1977) que refuerzan la poco aceptable y sobresaliente cifra estimada para *M. coloradoensis*, particularmente cuando este molusco está amenazado de extinción. Según Keen (1971), la distribución geográfica de *M. coloradoensis* queda restringida al golfo de California y la costa occidental mexicana; aunque Rodríguez *et al.* (2001a) argumentan que la especie está limitada al delta. Por lo que, si *M. coloradoensis* es endémica del delta, la pequeña población restante en el alto golfo representa a los últimos sobrevivientes de la especie.

La importancia trófica de *M. coloradoensis* fue determinada al analizar la frecuencia de cavidades, mordiscos, peladas y cicatrices atribuidos a depredadores en almejas provenien-

tes del período pre-embalses. La abundancia de *M. coloradoensis* antes de los desvíos dulceacuícolas sugiere que pudo ser un recurso alimenticio importante para organismos de mayor jerarquía en la cadena trófica. Si esta hipótesis resulta verdadera, el descenso en la abundancia del bivalvo pudo ocasionar la disminución en las poblaciones de sus depredadores, representando un efecto de cascada. Las perforaciones y el pelado de conchas también fueron usados para identificar a los depredadores potenciales, así como para caracterizar sus preferencias y comportamiento.

Los análisis de frecuencia de ataque por perforación o pelado, posición del ataque y presa preferida en faunas fósiles y semifósiles constituyen un método directo para determinar la evolución e impacto ecológico de la depredación en comunidades marinas. El uso de análisis estadísticos en conchas perforadas o peladas ha permitido establecer tasas de depredación y relaciones entre el tamaño de la presa y el depredador, sin embargo poco se sabe del reflejo de patrones tróficos en depósitos de moluscos fósiles o recientes. La abundancia de la(s) presa(s), las tasas de alimentación y las tasas de pérdida de conchas son algunos de los factores para explicar la frecuencia de conchas perforadas (Wiltse 1980). La frecuencia de depredación en una especie en particular dentro de cualquier ecosistema varía de acuerdo con la abundancia del(os) depredador(es), número de especies presa disponibles, y la preferencia "selectiva" de una presa con respecto a otra (Allmon *et al.* 1990, Anderson *et al.* 1991).

Aristóteles, en el siglo IV A.C., reconoció las perforaciones en exoesqueletos calcáreos (conchas) y las asoció con ciertos gasterópodos depredadores (Carriker 1961). Hoy en día, los paleontólogos comúnmente usan análisis de perforaciones y cicatrices por pelado para reconstruir las relaciones tróficas en ambientes pasados (*cf.* Vermeij 1987, Brett 1990, Aronson 2001, Kowalewski y Kelley 2002). Aún cuando las almejas están cerradas, se ha observado cierta tendencia a concentrar los ataques en zonas valvares (en una o ambas conchas) en las que los tejidos quedan relativamente expuestos (Arua y

Hoque 1989, Alexander y Dietl 2001).

La presencia de cavidades no perforadas totalmente representa una pérdida en tiempo de pastoreo sin compensación energética (Kitchell *et al.* 1981). El mordisqueo de los sifones puede resultar en localizadas depresiones triangulares o en pliegues en "v" *sensu* Alexander y Dietl (2001), normalmente atribuibles a depredadores quelados o mandibulados. Las heridas en el manto causadas por depredadores son fácilmente reconocidas por una cicatriz característica con bordes lobulados (Vermeij 1983). El tamaño, la forma y el área en que ocurren las perforaciones completas o interrumpidas permite evidenciar la identidad, talla, comportamiento y presa (s) preferida (s) del depredador, primordialmente en los gasterópodos de las familias Naticidae y Muricidae (Anderson *et al.* 1991, Kowalewski 1993, Kelley y Hansen 1996).

Otro tipo de acceso a los tejidos del bivalvo consiste en mordisquear y pelar el borde de crecimiento, el cual es característico de otros depredadores de moluscos, principalmente cangrejos. El éxito en el ataque genera una marca distintiva en el borde de crecimiento, mientras que los ataques incompletos o no exitosos arrojan una cicatriz característica en la concha (Vermeij 1983, Allmon *et al.* 1990, Alexander y Dietl 2001).

La presencia de perforaciones y cicatrices por pelado, así como la ocurrencia de reparaciones o ataques interrumpidos proveen un modo de evaluar la importancia trófica de una almeja presa aún cuando falten los restos de los depredadores. Debido a que las relaciones entre depredador y presa son estables en aquellas escalas en donde el promedio temporal (acumulación de poblaciones de una especie en un sólo sitio pero en distintos tiempos) ocurre (Anderson *et al.* 1991, Kowalewski 1993), dicho promedio no constituye un problema en este estudio.

La carencia de estudios ecológicos en el estuario del río Colorado antes de la construcción de presas y los desvíos dulceacuícolas conllevan al empleo de técnicas paleoecológicas que permiten reconstruir parcialmente, por definición, las interacciones tróficas necesarias para vislumbrar la naturaleza del ecosistema antes de la alteración. Al emplearlas, se puede

determinar la importancia trófica y el significado del descenso poblacional de la que fue la especie preservable más abundante del estuario. Si las conchas de *M. coloradoensis* muestran con frecuencia perforaciones y pelado en el margen, entonces el decremento de esta especie posiblemente ocasionó la disminución poblacional de sus depredadores y algunas especies de mayor jerarquía en la cadena trófica. Los métodos paleoecológicos empleados en esta investigación permiten estimar el problema de la insuficiencia de datos de largo plazo al evaluar cambios ecológicos, y fueron usados para demostrar si y cómo el desvío de agua dulce afectó las relaciones tróficas de la biota del delta. Estos resultados tal vez ayuden a promover la necesidad de incrementar el flujo ribereño al delta y al alto golfo.

Material y métodos

Área de estudio

Se obtuvieron 1,200 conchas o valvas desarticuladas provenientes de muestreos sistemáticos en la Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado. La reserva se localiza entre los 31°02'-53' N y 114°32'-55' W (Fig. 1). El área es árida (precipitación promedio anual ~ 68 mm), de baja humedad relativa (tasas de evaporación de hasta 250 cm/año) y cálida (promedio anual de temperatura eólica 14° y 34° C para enero y julio, respectivamente; mientras que el promedio anual en el agua superficial es de 15° y 30° C durante el invierno y verano, respectivamente) (Thompson 1968, Ezcurra y Rodríguez 1986).

El descenso en las descargas de agua dulce y sedimentos al delta han aumentado la salinidad y ésta actualmente oscila entre 35-40 ppm (Lavín *et al.* 1998). La descarga de sedimentos del río disminuyó hasta en una tercera parte de lo que fuera antes de 1960 (Milliman y Meade 1983). Estos cambios, sin duda, han afectado fuertemente la dinámica estuarina. La carencia de aporte de sedimentos ha resultado en la dispersión de lodos y limos depositados previamente, así como en la acumulación de

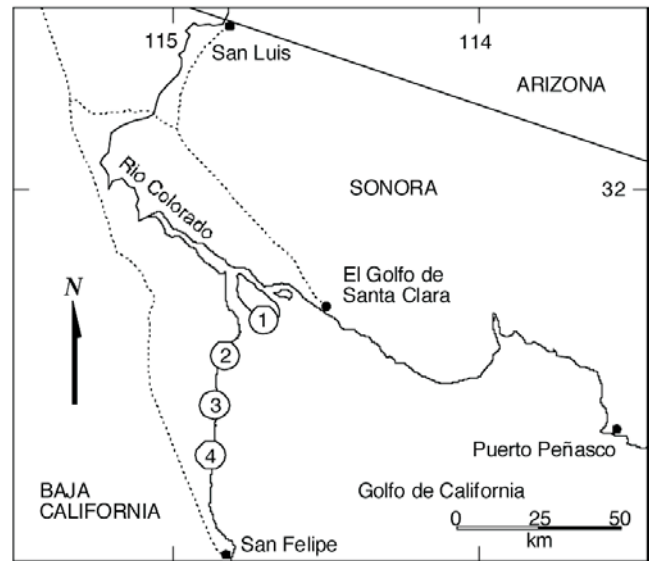


Figura 1. Área de estudio. Alto golfo de California y delta del río Colorado, así como localidades de muestreo: 1) Isla Montague, 2) Isla Sacatosa, 3) Las Isletas, y 4) Campo Don Abel.

conchas en playas denominadas "cheniers" (Thompson 1968), al grado que el alto golfo es considerado actualmente un estuario negativo (Lavín *et al.* 1998). Los cheniers del área están dominados por *M. coloradoensis* y se encuentran distribuidos cronológicamente, envejeciendo hacia el interior (Kowalewski *et al.* 1994).

Métodos

Se recolectaron muestras en bruto provenientes de localidades con distanciamiento progresivo a la boca del río durante dos temporadas de campo; la recolecta en Isla Montague fue en febrero del 2001 y la recolecta en el resto de las localidades: Isla Sacatosa, Las Isletas y Campo Don Abel se hizo en diciembre del mismo año (Fig. 1). Las muestras quedaron definidas por cubetas de 20 l que fueron llenadas mediante arrastre en cada depósito en los que la densidad de conchas es elevada, exceptuando Campo Don Abel, donde se completó el volumen del balde a mano, debido a la distribución de las valvas. Cabe señalar, que cuando usamos el término concha nos referimos al exoesqueleto del bivalvo, y en ocasiones mencionamos valva, que aunque dos valvas unidas por una charnela

forman la concha bivalva la referencia a valva se usa, en este documento, como sinónimo de concha, debido a que se trabajó con exoesqueletos no articulados depositados en fondos blandos. Todo el material pertenece al periodo preembalses y fue fechado con Carbono radioactivo y aminoácidos en *Chione* spp. asociadas a los depósitos (Kowalewski *et al.* 1998).

Las muestras en bruto fueron tamizadas con luz de malla de 3 mm; se obtuvieron 300 conchas en cada localidad y cada una fue examinada para detectar la presencia de perforaciones o pelado. Debido a las características de los cheniers (*v.g.* promedio temporal) no se pudieron obtener replicas, pero se emplearon medidas de tendencia central (*v.g.* promedios y errores estándar) para determinar el tamaño mínimo de cada muestra. La ubicación de cada agujero o cicatriz fue registrada con respecto a la posición del umbo. Además para determinar si *M. coloradoensis* posee algún refugio contra la depredación debido a su tamaño, en cada concha se midieron las longitudes máximas antero-posterior y dorso-ventral, y en el caso de perforaciones o pelado se midió la distancia máxima del umbo al borde superior de la cavidad o cicatriz, para determinar si el(los) depredador(es) favorecía(n) algún sitio de ataque. La precisión del vernier utilizado fue de 0.1 mm.

También se registró el sitio en que se realizó la perforación o el pelado, al sobreponer una criba en cada concha (Fig. 2), se midió el diámetro de cada agujero y la longitud de cada cicatriz o herida por pelado, además se calcularon las frecuencias de perforación o pelado. Al trabajar con exoesqueletos desarticulados, tenemos tres opciones para cuantificar la concha de las almejas, bivalva (por definición): dividir el número total de conchas entre dos, usar únicamente las valvas izquierdas o usar únicamente las valvas derechas. Debido a que los caracoles perforan una sola valva, se dividió el número total de agujeros entre 0.5 y se multiplicó por el número de conchas (300): es decir, 150 almejas por localidad. En el caso de los cangrejos, que pelan ambas valvas, el número de conchas peladas fue dividido entre el total valvar. Por lo que, los cálculos se basan en un mínimo de 150 bivalvos por lugar.

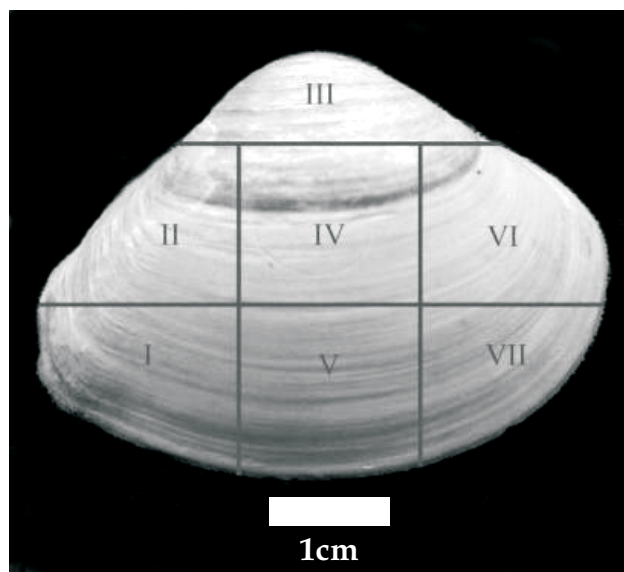


Figura 2. Criba usada para localizar sitios de perforación o pelado en conchas de *M. coloradoensis*.

La hipótesis nula de no diferencia en la frecuencia de perforación o pelado en cada área fue evaluada con una prueba de bondad de ajuste de χ^2 (Sokal y Rohlf 1995). Todo agujero completo (perforación funcional *sensu* Kitchell *et al.* 1986, Fig. 3a) y herida en la comisura de la concha fueron considerados como ataques exitosos, mientras que los ataques no exitosos consistieron en interrupción del proceso de perforación, perforaciones reparadas (muy poco frecuentes) y por las cicatrices por pelado (interrumpido o no) en otras zonas de la valva. La tasa de reparación quedó definida por el número de cicatrices por individuo en cada muestra.

El borde de las conchas puede dañarse durante el entierro (Checa 1993, Alexander y Dietl 2001), por lo que para diferenciar entre el daño físico por actividades de entierro y las depredatorias se usaron las observaciones de Checa (1993): la separación de una pieza valvar a lo largo de una línea definida constituye una ruptura, mientras que la flexión está caracterizada por el plegado con o sin hendedura.

Además, se llevó a cabo un experimento para distinguir entre el daño físico *post mortem* (*v.g.* por oleaje) y el biológico *pre mortem* (antes de ser aniquilada, *v.g.* cicatriz por pelado). Cien conchas no articuladas, cuyo margen no presentaba daño

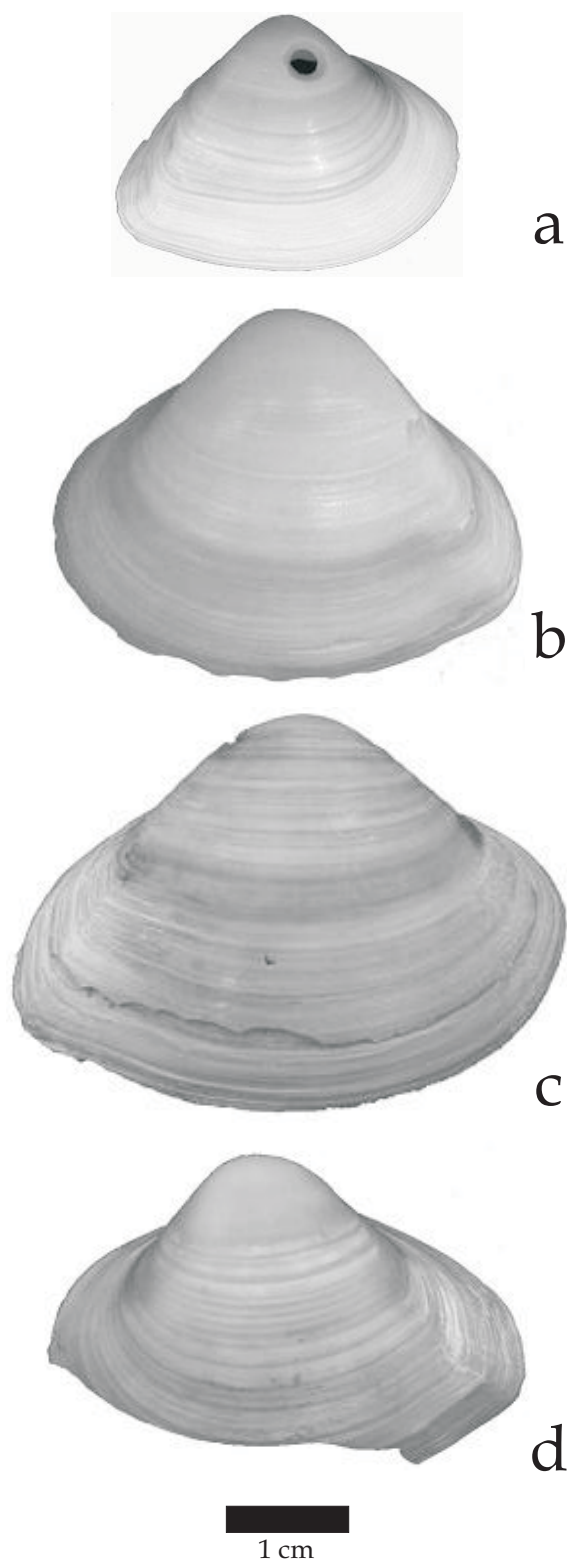


Figura 3. *Mulinia coloradoensis*: a) cavidad atribuida a depredador gasterópodo, b) deterioro marginal por pelado de portúnido, c) cicatriz reparada de ataque interrumpido o sin éxito por portúnido, y d) deterioro marginal por factores físicos posterior al rodaje.

alguno, fueron medidas y fotografiadas previamente a su colocación dentro de un cilindro de volcado de 750 ml (con un diámetro de 10 cm). Las conchas fueron rodadas en agua durante 10 min, 1 h, 10 h y 100 h a 53 revoluciones por minuto. El daño en la comisura valvar fue observado y fotografiado después de cada lapso temporal. El producto entre el diámetro del cilindro (10 cm) y la velocidad de rodaje (53 rpm) es ~ 530 cm/min. Suponiendo que dicho producto se aproxima a una distancia lineal, 100 h de rodaje equivalen a ~ 30 km de transporte o volcadura *in situ* en la zona de embate marino.

La dimensión y forma (cuando fue posible) de la cavidad fueron usadas para determinar el tipo de gasterópodo, diferenciando naticidos y murícidos; aún cuando Kowalewski (1993) encontró que, para distinguir entre las familias de caracoles, el tamaño (teniendo menor diámetro los agujeros perforados por murícidos) es mejor factor que la forma del hoyo en *M. coloradoensis*, puesto que el citado autor reconoce la debilidad de emplear un solo criterio en dicha diferenciación (Kowalewski, com. pers. 2002).

Debido a que los datos presentaron sesgo diestro, se usaron las medianas \pm el error estándar del diámetro en los agujeros atribuidos a murícidos por Kowalewski (1993) para segregar las tallas de los depredadores (Sokal y Rohlf 1995). Se consideraron los cuatro supuestos importantes que indicó Kowalewski (1993) al usar perforaciones para interpretar cuantitativamente los procesos paleoecológicos, los cuales son: a) un ataque exitoso queda registrado por un agujero funcional, b) los caracoles se alimentan exclusivamente mediante la perforación de las conchas de sus presas, c) toda información registrada por la cavidad no está sesgada por procesos *post mortem*, y d) los hoyos son atribuidos únicamente a naticidos y murícidos.

De acuerdo con Wiltse (1980) y Reyment *et al.* (1987), el tamaño del depredador está correlacionado directamente con el diámetro de la cavidad. Por lo que, se comparó la talla del depredador con respecto a la de la presa, mediante el coeficiente de correlación de Spearman al ser violados los supuestos de la

estadística paramétrica (Sokal y Rohlf 1995). El tamaño del diámetro externo del agujero fue empleado como medida de la dimensión del depredador. El tamaño de las presas pudo haber variado entre localidades, por lo que se agruparon las conchas en clases de talla para determinar las preferencias de los depredadores conforme al tamaño de la presa.

Resultados

Daño físico

El experimento de rodaje permitió distinguir el daño físico *post mortem* del biológico *pre mortem*. Los bordes de los fragmentos presentaron abrasión, pero el daño típico por ruptura mecánica no quedó limitado a la comisura, sino que fue áspero y ocurrió en tres formas principales: convexo, cóncavo y semi-perpendicular al margen de la concha (Fig. 3d); mientras que el corte común por pelado, atribuido a cangrejos y jaibas, ocurrió en "zig-zag" a nivel marginal (Fig. 3b, 3c) y únicamente dos conchas, de las 100 observadas, presentaron ruptura física similar al daño biológico.

La tasa de destrucción de las valvas osciló entre el 20-30% (Fig. 4). La probabilidad de destrucción de las conchas está inversamente

relacionada al tamaño, afectando principalmente a los ejemplares menores a los 10 mm de longitud. Sólo 30 conchas fueron dañadas después de 100 horas de rodaje y 14 de éstas (todas menores a 10 mm de longitud) fueron destruidas en su totalidad. Cabe mencionar que la tasa de depredación estimada es mínima si el daño *pre mortem* causado por gasterópodos, cangrejos o jaibas sensibiliza (tornándolas más vulnerables) a las conchas al grado de aumentar su probabilidad de daño *post mortem*.

Identificación de depredadores

Los agujeros observados son atribuidos a murícidos y naticidos, todos presentaron un contorno circular y una forma cilíndrica o biselada. El diámetro del hoyo (medida indirecta de las dimensiones del depredador) mostró una correlación positiva ($r_{\text{Spearman}(0.05,197)} = 0.36$; $P = 1 \times 10^{-4}$) con el tamaño de la presa (Fig. 5).

La mayoría de los ataques ocurrió en conchas <40 mm de longitud (Fig. 6). La clase de talla más afectada fue de los 20.1-30 mm, pero la depredación en los tamaños mayores o menores también fue considerable. En conclusión, al ser atacada en todas las tallas analizadas, *M. coloradoensis* no cuenta con un refugio por tamaño ante la depredación.

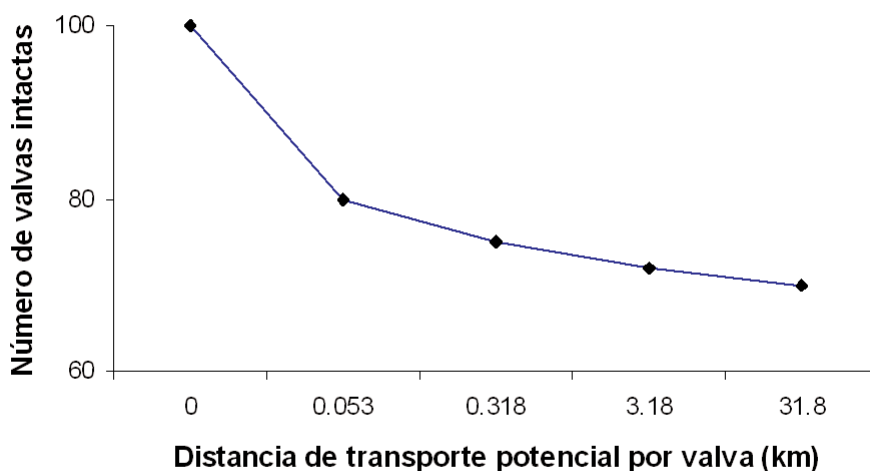
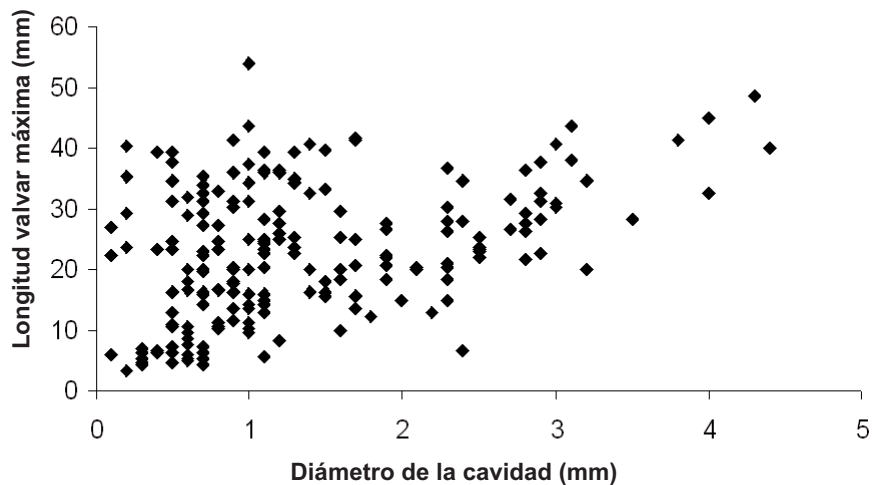


Figura 4. Tasa de destrucción de *M. coloradoensis* durante el experimento de rodaje. Tamaño de muestra (n) = 100 valvas.



$$r_{\text{Spearman}}(0.05, 197) = 0.36; P = 1 \times 10^{-4}$$

Figura 5. Índice de correlación de Spearman entre el diámetro de la cavidad (depredación por gasterópodos) y tamaño de la presa en todas las localidades. Tamaño de muestra (n) = 199 cavidades. Nota el valor de "n" es el registro total de las cavidades y proviene de las 1,200 conchas observadas.

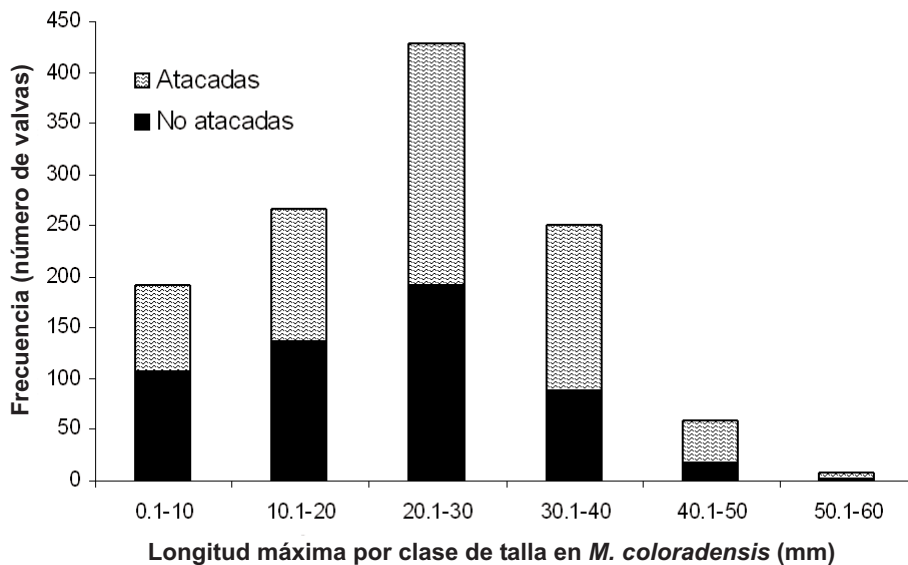


Figura 6. Frecuencia de ataque exitoso o interrumpido en clases de talla para *M. coloradoensis*. Tamaño de muestra (n) = 1200 valvas. Nota: no se distingue entre tipos de depredadores.

Tipo y frecuencia de ataque

Entre 5 y 55% de las conchas presentaron daño atribuible al menos a un depredador; el ataque exclusivo de gasterópodos osciló entre 5-30%, mientras que 15-40% fueron atacadas por cangrejos o jaibas, y entre 2-10% por ambos.

Algunas almejas sobrevivieron al menos un ataque previo, como se evidencia en las cicatrices reparadas (Tabla I). La tasa de reparación varió entre localidades (Tabla I, Fig. 7), oscilando en su totalidad entre 20-50%. Los agujeros causados por caracoles no serán discutidos, debido a su baja frecuencia dentro de la tasa de reparación total estimada (Tabla I).

La variación en la tasa de reparación observada puede derivarse de diferencias en tamaño de la presa, el depredador o ambas. El tamaño de la presa es más importante que la longitud de la cicatriz por pelado (si es que esta última puede usarse como medida indirecta del tamaño del depredador) cuando se trata de explicar la diferencia entre los sitios, puesto que la presa mostró distintas tallas promedio en cada localidad, mientras que la longitud promedio de las cicatrices fue similar en Isla Montague y Las Isletas, así como en Isla Sacatosa y Campo Don Abel (Fig. 7a).

Estas diferencias pudieron resultar del sesgo en el muestreo, debido a que las conchas pequeñas son destruidas con mayor facilidad por abrasión mecánica y sobre todo porque en Campo Don Abel la recolecta manual pudo sesgar el muestreo hacia organismos de mayor dimensión. Por lo que, se eliminaron las clases de talla <10 mm y >50 mm de longitud sin encontrar diferencias entre el tamaño de la presa o la longitud promedio de las cicatrices entre las dos localidades septentrionales. Aunque hay una diferencia significativa en dichas medidas para las conchas de Campo Don Abel y las conchas en Las Isletas pudieron diferenciarse de las demás áreas (Fig. 7b). Por lo tanto, la variada tasa de reparación es resultado de diferencias en el tamaño de ambos componentes.

Los ataques exitosos también fueron distintos entre los depredadores. En general, la depre-

dación por caracol disminuye hacia el sur, mientras que la atribuida a cangrejos y jaibas aumenta en dicha dirección. Sin embargo, la depredación total fue similar en todo el delta (Tabla II) y los ataques múltiples fueron poco frecuentes. La depredación estimada en el presente documento se considera mínima con respecto a la depredación potencial, puesto que aquellas almejas consumidas por depredadores que no dejan rastros en las valvas no fueron consideradas.

Selección del sitio

Ambos tipos de depredador son altamente selectivos en cuanto al sitio que atacan: los gasterópodos afectan principalmente las zonas valvares II y III (Fig. 8). El sitio perforado mostró diferencias significativas entre las localidades estudiadas: $\chi^2_{(0.05,4)} = 97.5, 24.8, 198.2$ y 69.8 ; $P < 0.05$ para Isla Montague, Isla Sacatosa, Las Isletas y Campo Don Abel, respectivamente.

Como era de esperarse, debido al tipo de ataque, los eventos atribuidos a cangrejos o jaibas ocurrieron en más de una zona y, dada nuestra definición de ataque exitoso, los sectores de mayor incidencia fueron: I, V y VII. La selección del sitio de pelado también varió significativamente: $\chi^2_{(0.05,4)} = 75.2, 106.2, 188.7$ y 43.9 ; $P < 0.05$, para Isla Montague, Isla Sacatosa, Las Isletas y Campo Don Abel, respectivamente.

Discusión

Tabla I. Tasa de reparación y daño interrumpido (%) causado por gasterópodos = (número de cavidades incompletas y/o reparadas)/ 0.5×300 almejas) por 100; y la causada por portúnidos = ((número de cicatrices por pelado / 2) / 150 almejas) por 100; n = 150 almejas/localidad.

Localidad	Tasa de reparación o daño interrumpido		
	Gasterópodos	Portúnidos	Total
Isla Montague	4.0	17.3	21.3
Isla Sacatosa	4.0	22.3	26.3
Las Isletas	12.0	41.7	53.7
Campo Don Abel	4.6	31.7	36.3

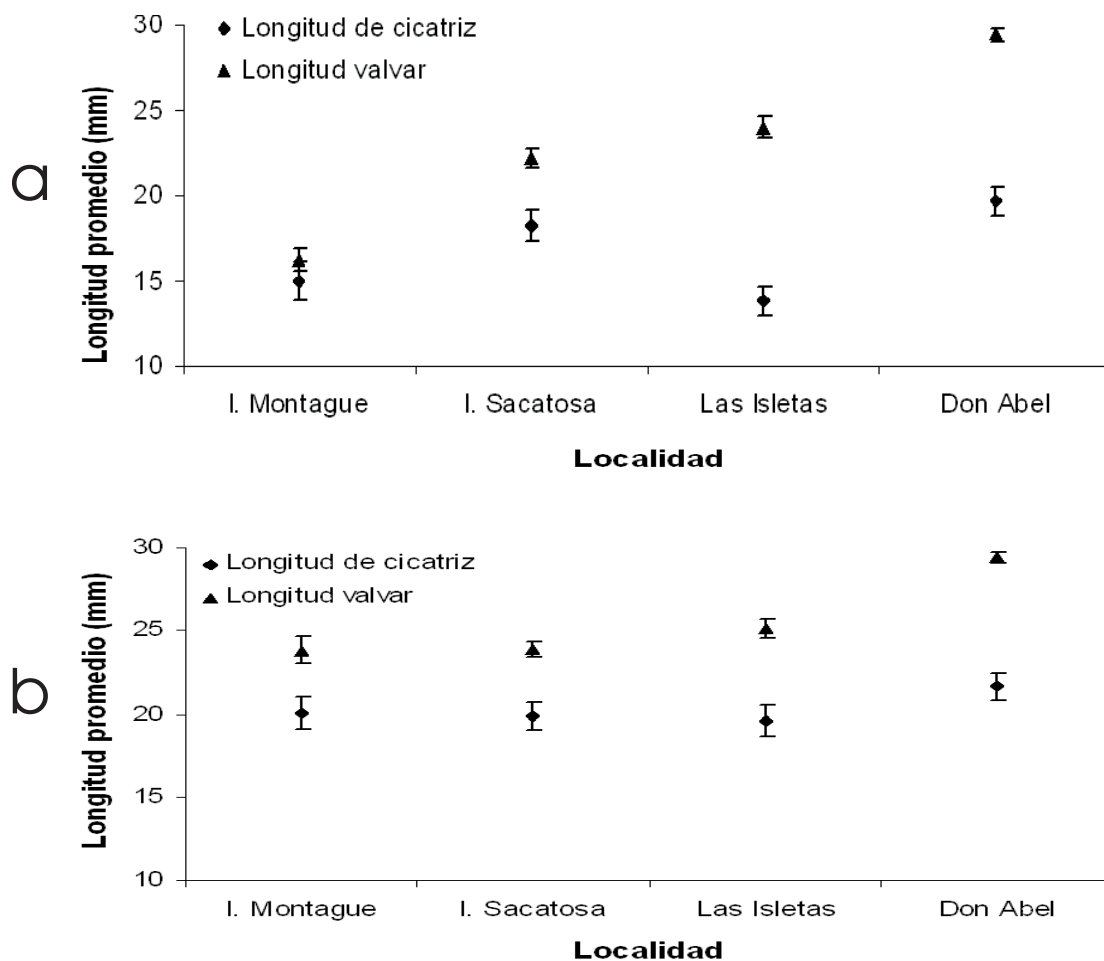


Figura 7. Longitud promedio \pm error estándar (barras) de la valva y la cicatriz por pelado: a) en todas las clases de talla. Tamaño de muestra (n) = 300 conchas por localidad para longitud valvar máxima, y n = 52, 67, 125, 195 para longitud de la cicatriz en Isla (I) Montague (IM), I. Sacatosa (IS), Las Isletas (LI) y Campo Don Abel (DA), respectivamente, y b) excluyendo las clases de talla <10 y >50 mm de longitud; n = 167, 263, 274 y 298 para longitud valvar máxima, y 33, 58, 71 y 82 para longitud de la cicatriz en IM, IS, LI y DA, respectivamente. Nota: no se registran medidas para la reparación de cavidades, ver detalles en texto.

Identificación de depredadores

En general, los agujeros en exoesqueletos calcáreos pueden atribuirse a diversos organismos, destacando bacterias, algas, hongos, esponjas, briozoarios, poliquetos, braquiópodos articulados, balanos, nemátodos y turbelarios; entre los moluscos que al depredar forman agujeros figuran los bivalvos (*cf.* Bromley 1981), otros gasterópodos (*v.g.* Capulidae, Thaididae) y octópodos (Carriker 1961, Bromley 1981). Sin embargo, varios grupos pueden ser eliminados, en este estudio, en función de su comportamiento como parásitos, presas o por las dimensiones de la

perforación. Así, dentro de los depredadores potenciales mencionados en el listado anterior que no fueron considerados cuantitativamente en este estudio, quedan los nudibranchios y pulpos, que tienden a ser poco abundantes o a estar ausentes en zonas de sedimento fino.

De acuerdo a un análisis morfométrico en 98 cavidades, el 66% (65) de los ataques en *M. coloradoensis* dentro del delta se debe a natícidios; el 23% (23) a murícidos; y el resto (10 hoyos) quedó indeterminado (Kowalewski 1993). Hoy en día, en el alto golfo, los natícidios más comunes son *Neverita reclusiana* (Deshayes, 1839) y *Natica chemnitzii* Pfeiffer, 1840, mientras que el murícido dominante en cuanto a su abundancia es *Hexaplex*

nigritus (Philippi, 1845) (Avila-Serrano, com. pers. 2002). En general, los natícidos son depredadores de la infauna (Kitchell *et al.* 1981) y los murícidos de la epifauna (Reyment *et al.* 1987, Kelley 1988, Arua y Hoque 1989), pero no se observó dominancia de alguna de las familias al consumir *M. coloradoensis*.

El daño por pelado y las reparaciones al mismo muy posiblemente se deben a intentos o depredación exitosa atribuida a portúnidos. Dentro del área, el portúnido más abundante es *Callinectes bellicosus* (Stimpson, 1859); otros depredadores potenciales son *Callinectes arcuatus* Ordway, 1963, *Portunus xantusii* (Stimpson, 1860), *Cronius ruber* (Lamarck, 1818) y *Eurytium* spp. (Brusca 1980). En las costas orientales de Norteamérica se ha registrado depredación por jaibas en *Mulinia lateralis*. La jaiba azul (*Callinectes sapidus* Rathbun, 1896) prefiere como alimento y elimina a *M. lateralis* ya sea mediante excavado, escarbado, demolición o pelado de la presa y es considerada como uno de los factores primordiales en el control de las poblaciones de *M. lateralis*, particularmente en el verano (Virnstein 1977), por lo que las tasas de depredación estimadas para *M. coloradoensis* pueden ser atribuidas a jaibas, en cuyo caso los efectos pudieron ser mayores a los estimados si los depredadores recurrieron a otros métodos (no pelado) para obtener el tejido de las presas.

Selección del sitio

Se encontraron diferencias significativas en la selección del sitio atacado por un depredador, para todas las localidades muestreadas. El uso de

perforaciones o pelados múltiples, por definición, viola el supuesto de independencia estadística. Sin embargo, debido a su baja frecuencia (Tabla I) la decisión de aceptar o rechazar la hipótesis nula no es influida por los mismos.

Como ya se señaló, el área de mayor incidencia de ataque por caracol fue el sector III (Fig. 8) (zona dorsal o cerca del umbo; Fig. 2), aunque un gran número de ataques se presentó en más de una sección. El traslape en diversos sectores era de esperarse, debido a la proyección de la criba bidimensional en una superficie tridimensional, resultando en la desigualdad de cada área delimitada (Anderson *et al.* 1991). Los sectores de mayor incidencia de ataque por cangrejo fueron el I, V y VII (área ventral; Fig. 2), situación también esperada, debido al manejo de la presa por el depredador y a la definición de ataque exitoso seguida en este estudio.

Los ataques de pelado marginal interrumpidos o no exitosos en *M. coloradoensis* cuentan con una cicatriz de reparación, de material calcáreo, generado por el organismo al continuar su crecimiento, que ocupa un sitio más central y en última instancia más dorsal conforme envejece el organismo. De manera similar, la perforación por gasterópodos pudo haber sucedido en una zona diferente a la observada.

Tipo y frecuencia de ataque

No se detectó refugio alguno por el tamaño de *M. coloradoensis* ante la depredación por gasterópodos, cangrejos o jaibas. En otras especies de bivalvos, en los extremos de la distribución, alguna de las tallas ofrece una guarida ante los

Tabla II. Tasas de ataques exitosos por gasterópodos o portúnidos, n = 150 almejas/localidad.

Localidad	Ataque exitoso		Total
	Gasterópodos	Portúnidos	
Isla Montague	30.6	26.3	56.9
Isla Sacatosa	21.2	30.3	51.5
Las Isletas	24.6	20.6	45.2
Campo Don Abel	14.6	31.3	45.9

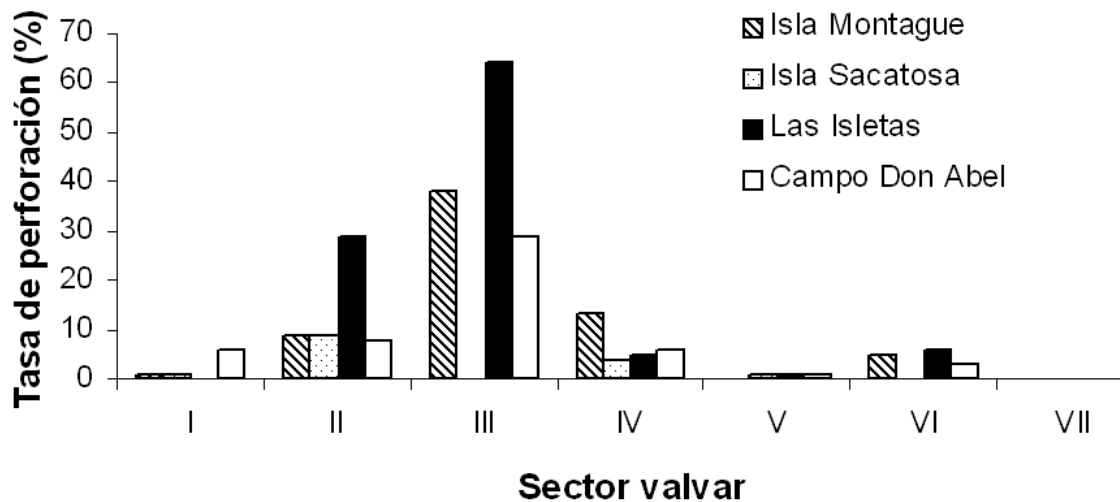


Figura 8. Tasa de perforación por sitio en conchas de *M. coloradoensis*: "preferencia" de gasterópodos. Tamaño de muestra (n) = 300 valvas / localidad.

depredadores, *v.g.* organismos de tallas pequeñas del género *Nuculana* y de la especie *Katherinella angustifrons* (Conrad), distintos bivalvos con conchas >30 mm (Colbath 1985), y almejas >60 mm (Kelley 1988, Leonard *et al.* 1999). Sin embargo, la carencia de este refugio no es exclusiva de *M. coloradoensis*, al ocurrir también en mejillones, tales como *Mytilus edulis* Linneaus, 1758 (Dietl 2000). Dentro de los parámetros que explican la ausencia del refugio por tamaño están: la variedad de depredadores en la ontogenia de la especie presa, el comportamiento de la presa o el depredador, e incluso los factores físicos. *Callinectes sapidus* discrimina aleatoriamente presas por su tamaño, mientras que la importancia relativa de este parámetro disminuye en la selección de *Cancer productus* Randall, 1839, conforme al incremento en la profundidad del sustrato en que permanece la presa (Smith *et al.* 1999).

La tasa de depredación por gasterópodos osciló entre 15-30%. Dudley y Vermeij (1978) revisaron las tasas de perforación en 36 especies de turrítelidos recientes y encontraron intervalos de 0-68%, con una media ponderada de 15.6%. La tasa de perforación fue de 11-32% para organismos tropicales, subtropicales y de zonas templadas. En términos generales, la mortalidad

de *M. coloradoensis*, atribuida a murícidos o natícidos, fue menor al 25%; esto concuerda con otros estudios, *v.g.* Wiltse (1980) registró tasas de perforación exitosas de 4-5% en *Gemma gemma* (Totten, 1834) por *Polinices duplicatus* (Say, 1822), o bien el 11% de conchas agujeradas en 11 especies presa de las 13 muestreadas por Colbath (1985).

Al ser menor a la cuarta parte del total, la depredación por caracoles en *M. coloradoensis* pudiera considerarse como no tan importante dentro de la mortalidad natural de la especie, pero debido a que los gasterópodos carnívoros rara vez sobrepasan el 1% del total de individuos presentes en comunidades recientes de fondos blandos (Stanton *et al.* 1981), su contribución a la mortalidad del bivalvo es relevante. Adicionalmente, 2-10% extra de las almejas fueron atacadas por ambos depredadores mayoritarios (caracoles y cangrejos), indicando que al menos una de cada cinco almejas fue afectada o consumida por un gasterópodo. En vista de que *M. coloradoensis* constituye hasta 90% de la fauna preservada proveniente del ecosistema pre-embalses, los resultados sugieren que la especie fue un recurso alimenticio importante para los gasterópodos.

Entre el 20 y 40% de los individuos mostró al menos un ataque atribuido a portúnidos;

aproximadamente 27% de dichos ataques fue exitoso (v.g. no hubo reparación del margen dañado). La incidencia de ataques exitosos por cangrejo o jaiba fue mayor a la registrada por Stanton y Nelson (1980), ya que para las 94 especies de moluscos marinos que ellos estudiaron: 21 fueron bivalvos, y 18 de éstas fueron infaunales; las tasas de perforación y pelado fueron similares (~ 20%) para ambos tipos de depredación. La depredación por cangrejo o jaiba en *M. coloradoensis* fue menor al 75-94% señalado por West y Cohen (1994) para presas de gasterópodos en el Lago Tangañica. Aunque dicho estudio se hizo en un lago, la comparación es válida debido a las características exclusivas de ese cuerpo de agua (*op. cit.* y referencias asociadas). Sin duda la depredación por cangrejos y jaibas fue un factor importante en la mortalidad de *M. coloradoensis* en el estuario pre-embalses.

Los valores de depredación por gasterópodos y portúnidos pueden haber sobrestimado la mortalidad calculada para *M. coloradoensis*; sin embargo, el efecto pudo ser minimizado al considerar que los factores físicos debieron tener mayor influencia en el ecosistema previo al desvío y almacenamiento de agua dulce.

La relativa escasez de agujeros o cicatrices múltiples sugiere una alta tasa de ataques exitosos o bien que las presas evitaron ser detectadas y por consiguiente no fueron capturadas. Sin embargo, al menos el 20% de las conchas en cada localidad muestra reparaciones (Tabla I); éstas pueden ser explicadas por la interrupción del periodo de perforado o pelado o tal vez factores que limitaron la manipulación de la presa.

Otro elemento de importancia para los depredadores es el ciclo de marea que puede afectar ampliamente la forma de manipular a la almeja; en el alto golfo, los procesos de perforación y pelado en *M. coloradoensis* se ven interrumpidos por dos ciclos sucesivos de marea, arrojando un periodo aproximado de 6 h de cacería y, en consecuencia, los gasterópodos, cangrejos y jaibas pueden ser atacados por aves y otros depredadores terrestres, sin descartar factores abióticos, v.g. cambios en salinidad cuando el río solía fluir al estuario. Además, el

tiempo invertido en perforar o pelar una concha está directamente relacionado con la probabilidad de interrumpir el evento (Dietl 2000). Aunque el tiempo para taladrar también está correlacionado con el grosor de la concha, las valvas de *M. coloradoensis* son relativamente delgadas, por lo que el retraso en la perforación no debería ser tan importante como en bivalvos de conchas más gruesas, v.g. *Chione* spp.

Como se indicó en la introducción, en los últimos 20 años el delta se ha recuperado parcialmente cuando se dan flujos de agua dulce, al grado de beneficiar algunas poblaciones de camarón (Galindo-Bect *et al.* 2000). Por lo tanto, la abundancia de caracoles, cangrejos y jaibas posiblemente se incremente una vez que el agua del río Colorado permita la recuperación de la hoy amenazada *M. coloradoensis*, la cual medraba y era un recurso alimenticio importante en el antiguo delta.

La extracción de otras especies no afecta a las poblaciones de *M. coloradoensis* (Rodríguez *et al.* 2001b); sin embargo, los resultados aquí postulados sugieren que el remover recursos de importancia comercial (v.g. jaibas) puede repercutir en los bivalvos. Aún así, la almeja sufrió un descenso poblacional antes de que se extrajera comercialmente al depredador de mayor incidencia (*Callinectes* spp.) en los ataques.

Al no ser explotada como recurso alimenticio local o comercial por su amargo sabor, la lucha por conservar a *M. coloradoensis* parece una causa pérdida, a pesar de ser una especie endémica pero no carismática como otras de las especies del alto golfo; ejemplificando con ello, que la importancia económica y la ecológica no siempre coinciden y una puede afectar a la otra cuando se pretende manejar uno o más recursos naturales. Aún así, se hace un llamado de atención ante la factibilidad de que su recuperación pudiera incrementar la abundancia de sus depredadores, varios de ellos de importancia comercial, particularmente *Callinectes* spp. y *Hexaplex nigritus*.

Cabe señalar que, al usar tasas de perforación y pelado, se asume igualdad en la preservación del material dañado con respecto al no deteriorado, por lo que estos valores sobrestiman la contribución que la depredación por

gasterópodos, cangrejos y jaibas tiene en la mortalidad de la presa, al ignorar otros factores de mortalidad que destruyen o eliminan valvas. Además, las conchas agujeradas pueden no ser representativas del número actual de individuos consumidos, puesto que el consumo de presas por natícidoides y murícidos no necesariamente implica taladrarlas. Allmon *et al.* (1990) encontraron que algunos bivalvos son sofocados por natícidoides, a los que atribuyeron las perforaciones interrumpidas o la carencia de marcas en las almejas que estudiaron. *Polinices duplicatus* no perfora a *Ensis directus* (Conrad, 1843) pero ataca el pie de esta especie (Frey *et al.* 1986). Existen registros de voracidad en diversos organismos, incluyendo gasterópodos, cangrejos y asteroideos, en los que el depredador consume diariamente más del 20% de su peso (Edwards y Huebner 1977).

La tasa de depredación estimada para *M. coloradoensis* es mínima, ya que por las características de la muestra, aquellos individuos consumidos por depredadores que no dejan huella en o destruyen las conchas no fueron cuantificados. Adicionalmente, los agujeros perforados por depredadores pueden debilitar la estructura valvar tornándola susceptible a destrucción posterior, tal como lo demostraron experimentalmente Roy *et al.* (1994); sin embargo, se recomienda revisar a Zuschin y Stanton (2001), quienes argumentaron que ca. 25% de las rupturas en fragmentos de *M. lateralis* ocurre a través del agujero. En resumen, todos estos factores sugieren que la tasa de depredación estimada para *M. coloradoensis* es conservadora: el valor actual posiblemente es más elevado.

El descenso en la abundancia de *M. coloradoensis*, a consecuencia del desvío dulceacuícola, probablemente propició una reducción comparable en la abundancia de sus depredadores y, tal vez, en mayores niveles de jerarquía trófica, *v.g.* rayas. El tamaño poblacional de *M. coloradoensis* disminuyó 90% sin que hubiera un incremento compensatorio en otros organismos con concha (Kowalewski *et al.* 2000). Dichas reducciones probablemente precipitaron descensos poblacionales en especies que consumían *M. coloradoensis*; por lo que, los caracoles y

portúnidos pudieron sufrir pérdidas poblacionales aún cuando hayan cambiado de dieta, ante presas potenciales alternativas. El tamaño poblacional de otros carnívoros, *v.g.* estrellas de mar, rayas, peces óseos y aves playeras, posiblemente también decayó pero no existe evidencia de ello.

El cambio en la dieta de los caracoles no parece ser factible, puesto que no hubo un incremento compensatorio en poblaciones de organismos con concha y actualmente los natícidoides muestran una tendencia a alimentarse principalmente de bivalvos (Stanton y Nelson 1980). Edwards y Huebner (1977) indicaron la falta de crecimiento y posterior mortalidad de *Polinices* spp. al ser alimentados con poliquetos, sipunculidos y holoturoideos; y Wiltse (1980) registró el consumo de *Gemma gemma* por juveniles de *Polinices duplicatus*, los cuales sustituyen a su presa por otros bivalvos o gasterópodos al alcanzar la madurez sexual.

En el caso de los portúnidos, la presencia de presas alternas pudo ayudarles a compensar el especulado descenso poblacional a raíz de la disminución en *M. coloradoensis* ya que, en general, la mayoría de los cangrejos son omnívoros oportunistas, con dietas cosmopolitas (Seed y Hughes 1995) y, en particular, *Callinectes* spp. llegan a ingerir peces, invertebrados, algas y detritus (Cházaro-Olvera *et al.* 2000). Aun así, la factibilidad de un descenso poblacional en cangrejos y jaibas prevalece, dada la drástica disminución en *M. coloradoensis*.

La tasa de deterioro valvar no permite el cálculo directo del decremento poblacional en los depredadores que consumieron en aquel entonces este abundante recurso. Sin embargo, si la eficacia de la cadena trófica del antiguo delta sigue el "modelo del 10%" propuesto por Lindeman (1942), entonces la reducción del 90% de la población presa posiblemente provocó un descenso del mismo porcentaje en los tamaños poblacionales de sus depredadores, *v.g.* 100 g de almeja pueden generar 10 g de jaiba; al reducirse en 90% el recurso presa, sólo habría 10 g de la misma que podrían dar lugar a 1 g de portúnido. Alternativamente, la transferencia energética a eslabones consecutivos pudo ser del 2 al 25%

(Pauly y Christensen 1995) y el cambio poblacional de los depredadores probablemente decayó de igual manera. Es decir, 90%, puesto que 100 g de almeja darían 2 g de jaiba y la reducción en *M. coloradoensis* (90%) arrojaría 10 g de bivalvo para 0.2 de crustáceo o bien 2.5 g de jaiba si se prefiere trabajar con el intervalo superior de la cifra estimada por Pauly y Christensen (1995).

Como se indicó en el párrafo anterior, no es posible determinar un descenso poblacional para los depredadores de *M. coloradoensis*. No obstante, dicho resultado es lógico cuando se considera la drástica reducción de la población presa. Así, en el presente documento se demuestra cómo el uso de daño por depredación en esqueletos rígidos sirve para evidenciar la importancia trófica de una especie en desvanecimiento.

Además de las consecuencias tróficas por el decremento de *M. coloradoensis*, la hoy disminuida fuente alimenticia para portúnidos, seguramente ha tenido secuelas económicas en la región, dada la extracción comercial de *Callinectes bellicosus* y *C. arcuatus* en el estero y alto golfo. El ascenso del flujo dulceacuícola proveniente del río Colorado hacia esta zona probablemente permitirá un incremento poblacional en *M. coloradoensis*, quizá correspondido por un aumento en la abundancia de los portúnidos de importancia comercial.

Conclusiones

Mulinia coloradoensis fue un recurso alimenticio importante para caracoles y portúnidos en el ecosistema del delta pre-embalses. El descenso poblacional de ~90% en *M. coloradoensis* a consecuencia del aumento en la salinidad del estuario probablemente provocó un decremento similar en la abundancia de sus depredadores.

Los depredadores potenciales de *M. coloradoensis* en el antiguo delta fueron los gasterópodos *Natica chemnitzii*, *Neverita reclusiana* y *Hexaplex nigrinus* para los que se registró una tasa de depredación de 5-30%, y los portúnidos, principalmente del género *Callinectes*, cuya tasa de depredación estimada oscila entre 15-40%.

El restablecimiento de agua dulce hacia el

estero posiblemente permitirá la recuperación de *M. coloradoensis* y potencialmente podría beneficiar a aquellas especies que la utilizan como alimento.

Los análisis paleoecológicos sobre el daño por depredación pueden utilizarse para determinar los cambios tróficos a causa del deterioro ambiental provocado por la humanidad, incluso cuando se carezca de la evidencia física del depredador.

Agradecimientos

Se agradece el financiamiento de T&E, Inc., Environmental Defense, NSF y CONACyT, así como el trabajo de campo de antiguos y actuales miembros del Centro de Estudios de Almejas Muertas (CEAM). A D. Goodwin (CEAM) por la figura 1; a J. Campoy Favela, director de la Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, por el apoyo a nuestra investigación dentro de la reserva; y al "panguero" Ramón Soberanes por los múltiples traslados al área de estudio. Este documento fue beneficiado por los comentarios de H. Reyes-Bonilla (UABCS) y un revisor anónimo; está dedicado al EZLN por sus esfuerzos para mejorar la calidad de vida de los indígenas mexicanos. Este trabajo es la contribución 49 del CEAM (www/geo.arizona.edu/ceam/). Se agradecen las sugerencias de dos árbitros anónimos. La traducción francesa fue realizada por Aitor Aizpuru (UMAR).

Referencias

- Alexander, R.R. & G.P. Dietl. 2001. Shell repair frequencies in New Jersey bivalves: a recent baseline for tests of escalation with Tertiary, Mid-Atlantic congeners. *Palaios* 16: 354-371.
- Allmon, W.D., J.C. Nieh & R.D. Norris. 1990. Drilling and peeling of Turritelline gastropods since the Late Cretaceous. *Paleontology* 33: 595-611.
- Anderson, L.C., D.H. Geary, R.H. Nehm & W.D. Allmon. 1991. A comparative study of naticid gastropod predation on *Varicorbula caloosae* and *Chione cancellata*, Plio-Pleistocene of Florida, U.S.A. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 85: 29-46.
- Aronson, R.B. 2001. Durophagy in marine organisms. pp: 393-397 *In* D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Science, London, 583 pp.

- Arua, I. & M. Hoque. 1989. Predatory gastropod boreholes in an Eocene molluscan assemblage from Nigeria. *Lethaia* 22: 49-59.
- Brett, C.E. 1990. Predation: marine. pp: 368-372 *In* D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (eds.). *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, London, 583 pp.
- Bromley, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geol. Hispan.* 16: 55-64.
- Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. 2a ed. University of Arizona Press, Tucson, 513 pp.
- Carriker, M.R. 1961. Comparative functional morphology of boring mechanisms in gastropods. *American Zoologist* 1: 263-266.
- Carriquiry, J.D. & A. Sánchez. 1999. Sedimentation in the Colorado River Delta and upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. *Marine Geology* 158: 125-145.
- Cházaro-Olvera, S., A. Rocha-Ramírez & R. Roman-Contreras. 2000. Observations on feeding, maturity, and fecundity of *Callinectes similis* Williams, 1966, on the central continental shelf off Veracruz, Gulf of México. *Crustaceana* 73: 323-332.
- Checa, A. 1993. Non-predatory shell damage in recent deep endobenthic bivalves from Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 100: 309-331.
- Colbath, S.L. 1985. Gastropod predation and depositional environments of two molluscan communities from the Miocene Astoria Formation at Beverly beach State Park, Oregon. *Journal of Paleontology* 59: 849-869.
- Dietl, G.P. 2000. Successful and unsuccessful predation of the gastropod *Nucella lapillus* (Muricidae) on the mussel *Mytilus edulis* from Maine. *Veliger* 43: 319-329.
- Dudley, E.C. & G.J. Vermeij. 1978. Predation in time and space: drilling in the gastropod *Turritella*. *Paleobiology* 4: 436-441.
- Edwards, D.C. & J.D. Huebner. 1977. Feeding and growth rates of *Polinices duplicatus* preying on *Mya arenaria* at Barnstable Harbor, Massachusetts. *Ecology* 58: 1218-1236.
- Ezcurra, E. & V. Rodríguez. 1986. Rainfall patterns in the Grand Desierto, Sonora, México. *J. Arid Environ.* 10: 13-28.
- Frey, R.W., J.D. Howard & J.S. Hong. 1986. Naticid gastropods may kill solenid bivalves without boring: ichnologic and taphonomic consequences. *Palaios* 1: 610-612.
- Galindo-Bect, M.S., E.P. Glenn, H.M. Page, L.A. Galindo-Bect, J.M. Hernández-Ayón, R.L. Petty & J. García-Hernández. 2000. Analysis of the penaeid shrimp catch in the Northern Gulf of California in relation to Colorado River discharge. *Fisheries Bulletin* 98: 222-225.
- Keen, A.M. 1971. Sea shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Baja California to Peru. 2a ed., Stanford University Press, Stanford, California, 1064 pp.
- Kelley, P.H. 1988. Predation by Miocene gastropods of the Chesapeake Group: stereotyped and predictable. *Palaios* 3: 436-448.
- Kelley, P.H. & T.A. Hansen. 1996. Naticid gastropod prey selectivity through time and the hypothesis of escalation. *Palaios* 11: 437-445.
- Kitchell, J.A., C.H. Boggs, J.F. Kitchell & J.A. Rice. 1981. Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. *Paleobiology* 7: 533-552.
- Kitchell, J.A., C.H. Boggs, J.A. Rice, J.F. Kitchell, A. Hoffman & J. Martinell. 1986. Anomalies in naticid predatory behavior: a critique and experimental observations. *Malacologia* 27: 291-298.
- Kowalewski, M. 1993. Morphometric analysis of predatory drillholes. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 102: 69-88.
- Kowalewski, M. & P.H. Kelley (eds.). 2002. The fossil record of predation. *Paleontological Society Papers, U.S.A.* 8: 1-398.
- Kowalewski, M., K.W. Flessa & J. Aggen. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges) northeastern Baja California, México. *Facies* 31: 209-241.
- Kowalewski, M., G.A. Goodfriend & K.W. Flessa. 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: the evils and virtues of time averaging. *Paleobiology* 24: 287-304.
- Kowalewski, M., G.E. Avila Serrano, K.W. Flessa & G.A. Goodfriend. 2000. Dead delta's former productivity: two trillion shells at the mouth of the Colorado River. *Geology* 28: 1059-1062.
- Lavín, M.F., V.M. Godínez & L.G. Alvarez. 1998. Inverse-estuarine features of the Upper Gulf of California. *Estuarine Coast. Shelf Sci.* 47: 769-795.
- Leonard, G.H., M.D. Bertness & P.O. Yund. 1999. Crab predation, waterborne cues, and inducible defenses in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Ecology* 80: 1-14.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-417.
- Luecke, D.F., J. Pitt, C. Congdon, E. Glenn, C. Valdés-Casillas & M. Briggs. 1999. A delta once more. Environmental Defense Fund Publications, Washington, D.C. 51 pp.
- Milliman, J.D. & R.H. Meade. 1983. World wide delivery of river sediment to the oceans. *Journal of Geology* 91: 1-21.
- Pauly, D. & V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257.
- Reyment, R.A., E.R. Reyment & A. Honigstein. 1987. Predation by boring gastropods on Late Cretaceous and Early Palaeocene ostracods. *Cretaceous Research* 8: 189-209.
- Rodríguez, C.A., K.W. Flessa, M.A. Téllez-Duarte, D.L. Dettman & G.E. Avila-Serrano. 2001a. Macrofaunal and isotopic estimates of the former extent of the Colorado River estuary, upper Gulf of California, México. *J. Arid Environ.* 49: 183-193.
- Rodríguez, C.A., K.W. Flessa & D.L. Dettman. 2001b. Effects of upstream diversion of Colorado River water on the estuarine bivalve mollusc *Mulinia coloradoensis*. *Conservation Biology* 15: 249-258.
- Roy, K., D.J. Miller & M. La Barbera. 1994. Taphonomic bias

- in analyses of drilling predation: effects of gastropod drill holes on bivalve shell strength. *Palaios* 9: 413-421.
- Seed, R. & R.N. Hughes. 1995. Criteria for prey-size selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 193: 177-195.
- Smith, T.E., R.C. Ydenberg & R.W. Elner. 1999. Foraging behaviour of an excavating predator, the red rock crab (*Cancer productus* Randall) on soft-shell clam (*Mya arenaria* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 238: 185-197.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a ed., W.H. Freeman Company, New York, 887 pp.
- Stanton, R.J. Jr. & P.C. Nelson. 1980. Reconstruction of the trophic web in paleontology: community structure on the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas). *Journal of Paleontology* 54: 118-135.
- Stanton, R.J. Jr., E.N. Powell & P.C. Nelson. 1981. The role of carnivorous gastropods in the trophic analysis of a fossil community. *Malacologia* 20: 461-469.
- Thompson, R.W. 1968. Tidal flat sedimentation on the Colorado River Delta, northwestern Gulf of California. *Geol. Soc. Amer. Mem.* 107: 1-133.
- Vermeij, G.J. 1983. Shell-breaking predation through time. pp: 649-669 *In* Tevesz M.J. & P. Mc. Call (eds.). *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York.
- Vermeij, G.J. 1987. Evolution and escalation: an ecological history of life. Princeton University Press, New Jersey, 527 pp.
- Virnstein, R.W. 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1199-1217.
- West, K. & A.S. Cohen. 1994. Predator prey coevolution as a model for the unusual morphologies of the crabs and gastropods of Lake Tanganyika. *Arch. Hydrobiol. Beiheft Ergeb. Limnol.* 44: 267-283.
- Wiltse, W.I. 1980. Predation by juvenile *Polinices duplicatus* (Say) on *Gemma gemma* (Totten). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 42: 187-199.
- Zamora-Arroyo, F., P.L. Nagler, M. Briggs, D. Radtke, H. Rodríguez, J. García, C. Váldez, A. Huete & E.P. Glenn. 2001. Regeneration of native trees in response to flood releases from the United States into the delta of the Colorado River, México. *J. Arid Environ.* 49: 49-64.
- Zuschin, M. & R.J. Stanton Jr. 2001. Experimental measurement of shell strength and its taphonomic interpretation. *Palaios* 16: 161-170.

Recibido: 28 de abril de 2004.

Aceptado: 2 de septiembre de 2004.