

Distribución de la macrofauna intermareal del Delta del Río Colorado, norte del Golfo de California, México

Distribution of the intertidal macrofauna of the Colorado River Delta, northern Gulf of California, Mexico

GE Avila-Serrano^{1*}, KW Flessa², MA Téllez-Duarte¹, CE Cintra-Buenrostro²

¹ Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Apartado postal 453, Ensenada CP 22800, Baja California, México. * E-mail: gavila@uabc.mx

² Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, USA.

Resumen

Entre 1999 y 2000 se determinaron la composición y distribución de la macrofauna bentónica (moluscos, equinodermos y braquiópodos) en la zona intermareal del Delta del Río Colorado, al norte del Golfo de California, México. Los muestreos se obtuvieron a lo largo de diez transectos de la zona mesomareal desde la parte superior a inferior, en dos épocas del año para determinar la variación estacional de la fauna. Fueron identificadas 26 especies en 112 muestras con un total de 1954 individuos. Dominó el gasterópodo epifaunal *Nassarius moestus*, bivalvos y equinoideos infaunales y el braquiópodo linguloide *Glottidia palmeri*. La densidad de la fauna fue mayor hacia la parte inferior de la zona intermareal. La riqueza de las especies no varió significativamente entre transectos, pero la diversidad (índice de Shannon) y equitatividad fueron mayores en los transectos del sur, los más alejados de la boca del río. La diversidad y equitatividad de los transectos del sur pueden explicarse por la variación en la región de la salinidad y tipo del sustrato. Actualmente la densidad de la fauna es de 3 a 7 ind m⁻², mucho menor a la reportada antes de la construcción de las presas y que afectó los hábitat en el Delta del Río Colorado, principalmente por la disminución en la población del bivalvo mátrido *Mulinia coloradoensis*.

Palabras clave: Delta del Río Colorado, norte del Golfo de California, moluscos marinos.

Abstract

Surveys were conducted in 1999 and 2000 to document the composition and distribution of the shelly (mollusk, echinoderm and brachiopod) fauna of the intertidal zone of the Colorado River Delta, northern Gulf of California, Mexico. Samples of the benthic fauna were taken along ten high-to-low intertidal transects, during two seasons to assess seasonal variation in the fauna. Twenty-six species were identified among 1954 individuals in 112 samples. The fauna was dominated by the epifaunal gastropod *Nassarius moestus*, infaunal bivalves, infaunal echinoids and the lingulid brachiopod *Glottidia palmeri*. Faunal density was generally greater toward the lower part of the intertidal zone. Species richness did not vary significantly among transects, although Shannon diversity and equitability were greater in the southern transects, those distant from the river mouth. The distinctive species composition, diversity and equitability of the southern transects may be the result of regional variation in salinity and substrate. Current faunal densities of 3–7 ind m⁻² are much lower than the estimates before upstream dams and water diversions affected the habitats of the Colorado River Delta. The post-dam decrease in density is largely the result of the decline in the population of the mactrid bivalve *Mulinia coloradoensis*.

Key words: Colorado River Delta, northern Gulf of California, marine mollusks.

Introducción

La construcción de presas y encauzamiento de las aguas del Río Colorado para uso agrícola y doméstico en los Estados Unidos de Norteamérica y México, ha ocasionado prácticamente un nulo aporte de agua dulce a su delta, excepto cuando existen excedentes durante años de precipitaciones intensas (Lavín y Sánchez 1999). Esta disminución del flujo del río ha producido efectos en la hidrología (Carbajal *et al.* 1997, Lavín *et al.* 1998, Lavín y Sánchez 1999) y procesos sedimentarios (Carriquiry y Sánchez 1999) tanto en el delta como al norte del Golfo de California. La importancia del flujo de agua dulce del

Introduction

Since the construction of large upstream dams and diversion projects, humans have controlled the flow of the Colorado River to its delta. Colorado River water is diverted for agriculture and cities in the USA and Mexico and since about 1960, water reaches the delta only during unusually wet years (Lavín and Sánchez 1999). This near-cessation of flow has had profound effects on the hydrography (Carbajal *et al.* 1997, Lavín *et al.* 1998, Lavín and Sánchez 1999) and sedimentary processes (Carriquiry and Sánchez 1999) of the delta and northern Gulf of California. The importance of river flow has

río es determinante en la pesquería del camarón (Aragón-Noriega y Calderón-Aguilera 2000, Galindo-Bect *et al.* 2000, Calderón-Aguilera *et al.* 2003), la reproducción de la corvina del Golfo *Cynoscion othonopterus* (Rowell *et al.* 2005) y del bivalvo *Mulinia coloradoensis* (Rodríguez *et al.* 2001a). Por otro lado, hay que destacar la importancia biológica del delta por la presencia de dos especies endémicas del norte del Golfo de California, la totoba (*Totoaba macdonaldi*) y la marsopa llamada localmente vaquita marina (*Phocoena sinus*), ambas actualmente en peligro de extinción tanto por la sobrepesca (Flanagan y Hendrickson 1976) como por la pesca incidental (D'Agrosa *et al.* 2000). La disminución en la diversidad de la fauna deltaica no se ha estudiado completamente, particularmente de la macrobentónica. Sólo existen unos pocos estudios muy generales, como el de Villarreal-Chávez y Carmona-Cedillo (1999), quienes realizaron un estudio preliminar de la infauna bentónica al sur del delta en la costa de Sonora, encontrando que la estructura de la comunidad está muy influenciada por la bioturbación y tamaño del sedimento.

Aun cuando la productividad en el norte del Golfo de California es alta sin aporte de agua dulce (Hernández-Ayón *et al.* 1993, Millán-Núñez *et al.* 1999), Kowalewski *et al.* (2000) sugieren que la productividad de la fauna de moluscos ha disminuido hasta en un 90% por la falta de flujo de agua del Río Colorado. Sus conclusiones se basan en la comparación de la abundancia de las conchas depositadas en la playa con datos preliminares de la abundancia de fauna viva.

En este artículo se reporta por primera vez un análisis cualitativo y cuantitativo de la distribución de la macrofauna viva intermareal de moluscos, braquiópodos y equinodermos en las planicies del Delta del Colorado, y proporciona un punto de comparación con la fauna presente antes de la construcción de las presas, la cual se ha determinado con las tanatocenosis recientes (Kowalewski *et al.* 1994). Lo anterior presenta una alternativa para evaluar el impacto ambiental del ambiente por la desviación de las aguas del río.

Materiales y métodos

La parte marina del delta del Río Colorado está dentro de la Reserva de la Biosfera del Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado (31°01'–32°22' N; 112°59'–115°13' W), a lo largo de la línea de costa entre San Felipe, Baja California, y el Golfo de Santa Clara, Sonora (fig. 1).

La región es cálida y árida, el promedio anual de lluvia es 68 mm (Miranda-Reyes *et al.* 1990), la media mensual de la temperatura del aire está entre 14°C y 34°C (Miranda-Reyes *et al.* 1990) y la temperatura superficial en las planicies de marea es entre 3.3°C y 40.6°C (Goodwin *et al.* 2001). La región es macromareal, con un máximo de 12 m en la boca del río (Thompson 1968). El amplio rango de marea y la poca pendiente en las planicies de marea, generan una planicie expuesta de hasta más de 2 km durante marea baja. Los sedimentos característicos son arenas finas y limos en el sur, y limos y lodos en el norte (Thompson 1968).

been shown for the shrimp fishery (Aragón-Noriega and Calderón-Aguilera 2000, Galindo-Bect *et al.* 2000, Calderón-Aguilera *et al.* 2003), for the nursery habitats of Gulf corvina *Cynoscion othonopterus* (Rowell *et al.* 2005), and for the bivalve mollusk *Mulinia coloradoensis* (Rodríguez *et al.* 2001a). Although threats to two endangered species in the northern Gulf of California, *Totoaba macdonaldi* (a large scianenid fish) and *Phocoena sinus* (the vaquita or Gulf of California harbor porpoise) are usually attributed to either over-fishing (Flanagan and Hendrickson 1976) or incidental by-catch (D'Agrosa *et al.* 2000), the role of habitat change in the decline of these species has not been studied. Villarreal-Chávez and Carmona-Cedillo (1999) reported on a preliminary survey of the benthic infauna along the Sonora coast of the delta. They examined both the soft-bodied and shelly fauna and found that the community structure was strongly influenced by bioturbation and sediment grain size.

This paper reports the first comprehensive, quantitative survey of the living shelly fauna of the Colorado Delta and provides a benchmark against which the fauna of the “predam” delta can be compared (e.g., Kowalewski *et al.* 1994) to assess the environmental impact of upstream water diversions. Although the productivity of the northern gulf is high at present (Hernández-Ayón *et al.* 1993, Millán-Núñez *et al.* 1999), Kowalewski *et al.* (2000) suggested that the productivity of the mollusk fauna had decreased by as much as 90% since the near-cessation of Colorado River flow. They based this conclusion on a comparison of the abundance of empty shells in beach accumulations to preliminary surveys of the abundance of the living shelly fauna. In this paper we provide detailed documentation of the composition, abundance and distribution of the living fauna of the delta.

Material and methods

The marine portion of the Colorado River Delta occurs within the Upper Gulf of California and Colorado River Delta Biosphere Reserve (31°01'–32°22' N, 112°59'–115°13' W) along the coastline between San Felipe, Baja California, and the Gulf of Santa Clara, Sonora (fig. 1).

The region is hot and arid, with an annual average rainfall of 68 mm (Miranda-Reyes *et al.* 1990), monthly mean air temperatures between 14°C and 34°C (Miranda-Reyes *et al.* 1990), and surface tidal flat temperatures between 3.3°C and 40.6°C (Goodwin *et al.* 2001). The region is macrotidal, with maximum tidal amplitudes of 12 m at the mouth of the river (Thompson 1968). The very large tidal range and low slope result in tidal flats that extend more than 2 km at low tide. Sediments are typically fine sands and silts in the south and silts and muds in the north (Thompson 1968).

We sampled along transects established at five locations (fig. 1, table 1): Campo Don Abel (CDA), Vega Island (IV), Sacatosa Island (IS), Chayo Estuary (ECH), and ~8 km north of the Gulf of Santa Clara (GSC). Two parallel transects, separated by 50 m, were sampled at CDA. The two CDA transects

Se hicieron muestreos en cinco localidades (fig. 1, tabla 1): Campo Don Abel (CDA), Isla Vega (IV), Isla Sacatosa (IS) Estero Chayo (ECH) y aproximadamente 8 km al norte del Golfo de Santa Clara (GSC). En CDA se hicieron dos transectos paralelos separados 50 m, en octubre de 1999 (CDA 1 y 2) y mayo de 2000 (CDA 3 y 4). Los transectos de IS se realizaron en diciembre de 1999 y agosto de 2000. Este muestreo durante meses diferentes fue con el fin de detectar variaciones estacionales de la fauna.

Los transectos se orientaron perpendiculares a la línea de costa, dentro del rango del nivel medio del mar hasta el límite de la marea inferior. Los muestreos se realizaron durante las mareas más bajas del mes. Los intervalos de las estaciones en cada transecto fueron de 50 ó 100 m (tabla 1). Se muestreó un total de 112 estaciones mediante cuadrantes que cubrían un área de 1 m² en cada estación a una profundidad de 10 cm mediante tamizado en un cernidor con una abertura de malla de 6 mm. La fauna viva se identificó y contó en el sitio, salvo la poco común cuya identificación se realizó utilizando como referencia a Keen (1971) y Keen y Coan (1974), así como la colección de referencia de la Universidad de Arizona y del Museo de Historia Natural de San Diego.

Para cada transecto se calculó la riqueza de especies (número de especies), la diversidad con el índice de Shannon, y la equitatividad con el máximo hipotético observado en el índice de Shannon (Krebs 1998). Se utilizó el índice de Bray-

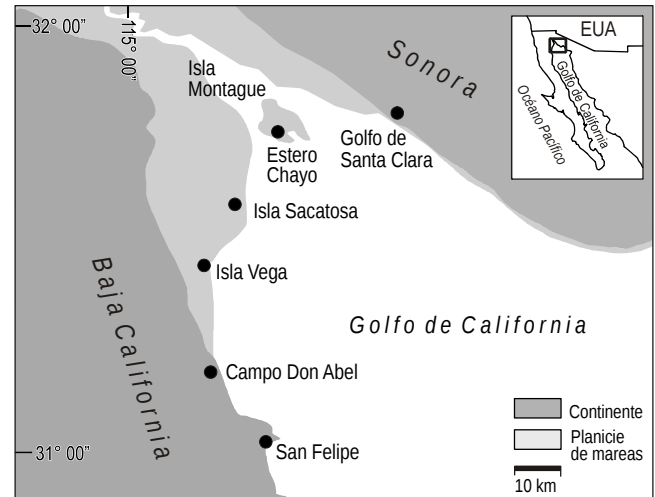


Figura 1. Localización de área de estudio y los sitios de muestreo en el Delta del Río Colorado.

Figure 1. Location of the study area and sampling sites in the Colorado River Delta.

were sampled twice, once in October 1999 (CDA 1 and 2) and once in May 2000 (CDA 3 and 4). The single IS transect was also sampled twice, in December 1999 and August 2000. The repeat sampling was done to detect any seasonal differences in the fauna.

Tabla 1. Ubicación de las localidades muestreadas en el Delta del Colorado y el código de las mismas se utiliza en el texto y en la figura 8.
Table 1. Locality and sampling information. Letter codes for each transect are used in the text and figure 8.

Transecto	Ubicación	Fecha	Longitud de transecto (m)	Número de estaciones
Campo Don Abel 1 (CDA1)	N 31°11'45" W 114°53'8.7"	10/1999	450	9
Campo Don Abel 2 (CDA2)	N 31°11'45" W 114°53'8.7"	10/1999	500	10
Campo Don Abel 3 (CDA3)	N 31°11'47.7" W 114°53'8.7"	05/2000	450	9
Campo Don Abel 4 (CDA4)	N 31°11'45.3" W 114°53'8.7"	05/2000	450	9
Isla Vega (IV)	N 31°20'28.7" W 114°52'25.4"	11/1999	2200	22
Isla Sacatosa 1 (IS1)	N 31°30'2" W 114°51'24"	12/1999	1600	16
Isla Sacatosa 2 (IS2)	N 31°30'39.5" W 114°51'40.9"	08/2000	1500	15
Estero Chayo 1 (ECH1)	N 31°39'56.9" W 114°41'42.2"	02/2000	600	6
Estero Chayo 2 (ECH2)	N 31°39'56.9" W 114°41'41.7"	02/2000	500	8
Golfo de Santa Clara (GSC)	N 31°44'39" W 114°34'30"	02/2000	800	8

Curtis para medir la similitud con análisis de agrupamiento modo *R* y *Q*. Para el análisis de agrupamiento se obtuvo la abundancia absoluta para reducir el efecto de la dominancia y se usó el método de par de grupo sin peso (*unweighted pair-group method*). Los cálculos se realizaron con los programas Excel, Matlab 5.3 y PAST (Palaeontological Statistics) versión 1.21 (Hammer *et al.* 2001; <http://folk.uio.no/ohammer/past/index.html>).

Resultados

Composición de especies

En las 112 muestras se identificaron un total de 26 especies de 1954 individuos contabilizados (tabla 2, apéndice 1). Los

Tabla 2. Lista de especies por orden de abundancia para los transectos (NI = no identificado). El número que antecede a cada especie corresponde al que aparece en la figura 9.

Table 2. List of species by total abundance at all transects (NI = not identified). The number for each species corresponds to the label used in figure 9.

Especie	Total	%
1. <i>Nassarius moestus</i>	720	36.85
2. <i>Tellina meropsis</i>	430	22.01
3. <i>Mellita longifissa</i>	320	16.37
4. <i>Chione fluctifraga</i>	214	10.95
5. <i>Glottidia palmeri</i>	111	5.68
6. <i>Donax navicula</i>	45	2.30
7. <i>Chione pulicaria</i>	38	1.94
8. <i>Mulinia coloradoensis</i>	15	0.77
9. <i>Encope grandis</i>	11	0.56
10. <i>Pitar concinnus</i>	6	0.31
11. <i>Strigilla interrupta</i>	6	0.31
12. <i>Natica chemnitzii</i>	5	0.26
13. <i>Solenosteira capitanea</i>	4	0.21
14. <i>Nuculana impar</i>	4	0.21
15. <i>Protothaca grata</i>	4	0.21
16. <i>Tagelus affinis</i>	4	0.21
17. <i>Tellina amianta</i>	3	0.15
18. Cangrejo braquiuro NI	2	0.10
19. <i>Cumingia pacifica</i>	2	0.10
20. <i>Epilucina californica</i>	2	0.10
21. <i>Felaniella sericata</i>	2	0.10
22. <i>Macoma siliqua siliqua</i>	2	0.10
23. Molusco bivalvo NI	1	0.05
24. <i>Olivella zanoeta</i>	1	0.05
25. <i>Saxicava pacifica</i>	1	0.05
26. Vivalvo Veneridae NI	1	0.05

Transects were oriented perpendicular to the shoreline, ranging from approximately mean high water to the low tide line. Sampling was conducted during spring tide periods. Station intervals along each transect were either 50 or 100 m (table 1). We sampled a total of 112 stations of 1 m² to a depth of 10 cm along ten transects. The live fauna on the surface was counted and the sediment was sieved through a 6-mm mesh. Most live specimens were identified in the field. Specimens that could not be identified in the field were collected and later identified following Keen (1971), Keen and Coan (1974) or reference collections at the University of Arizona and the San Diego Natural History Museum.

For each transect we calculated species richness (number of species), species diversity using the Shannon index, and evenness with the ratio of the observed Shannon index to its hypothetical maximum (Krebs 1998). We used the Bray-Curtis index as a measure of similarity in *R* and *Q* mode cluster analyses. We log-transformed the absolute abundances to reduce the effects of dominance in the cluster analyses and used the unweighted pair-group method. Calculations were done using Excel, Matlab 5.3 and PAST (Palaeontological Statistics) ver. 1.21 (Hammer *et al.* 2001; <http://folk.uio.no/ohammer/past/index.html>).

Results

Species composition

We found a total of 26 species among 1954 individuals in the 112 samples (table 2; Appendix 1, data for each station available at www.geo.arizona.edu/ceam/data1/). The fauna was strongly dominated by a few species: only three species constituted 75% of all individuals and seven constituted 96% of the total number of individuals. The most abundant species, the epifaunal gastropod *Nassarius moestus*, occurred at 53 of the 112 stations. The second and third most abundant species, the shallow infaunal bivalve *Tellina meropsis* and the shallow infaunal echinoid *Mellita longifissa*, were only found in the CDA transects. *Chione fluctifraga*, a shallow infaunal bivalve and the fourth most abundant species, was found only outside the CDA transects, occurring in 42 of the 112 samples. The infaunal brachiopod *Glottidia palmeri* was found at only two transects (IV and GSC), although it is known to occur in the vicinity of the CDA transect and is characterized by a very patchy distribution in the tidal flats of the Colorado Delta (Kowalewski 1996). The shallow infaunal bivalves *Donax navicula* and *Chione pulicaria* were found only in the CDA transects. Only four live individuals of the deep infaunal bivalve *Tagelus affinis* were found, though their empty shells and distinctive y-shaped burrows were common.

Fifteen live specimens of the shallow infaunal bivalve *Mulinia coloradoensis* were found in our surveys: one specimen in a CDA transect and the others in the IV and IS transects. E Coan (2003, pers. comm.) reports that this species

datos para cada estación están disponibles en www.geo.arizona.edu/ceam/data1/. La fauna se caracteriza por la dominancia de pocas especies, ya que sólo tres de ellas comprenden 75% del total de los individuos y siete poco más de 96%. La especie más abundante fue el gasterópodo epifaunal somero *Nassarius moestus*, que se presentó en 53 de 112 estaciones. La segunda y tercer especie más abundante es el bivalvo infaunal somero *Tellina meropsis* y el equinoideo *Mellita longifissa*, respectivamente. Ambas especies (*T. meropsis* y *M. longifissa*) sólo se encontraron en los transectos de CDA. Un bivalvo infaunal, *Chione fluctifraga*, es la cuarta especie más abundante y se encontró en los transectos al norte de CDA, en 42 de las 112 estaciones. El braquiópodo infaunal somero *Glottidia palmeri* apareció en dos localidades (IV y GSC), además de los transectos cercanos a CDA, y se caracteriza por tener una distribución en parches. Los bivalvos infaunales someros, *Donax navicula* y *Chione pulicaria*, sólo se encontraron en los transectos de CDA. Únicamente se encontró cuatro individuos del bivalvo infaunal profundo *Tagelus affinis*, que se distingue por la forma alargada de sus conchas para enterrarse en el sustrato.

Se encontraron 15 especímenes del molusco bivalvo epifaunal somero *Mulinia coloradoensis*, uno en los transectos de CDA y los otros en IV e IS. E Coan (2003, com. pers.) reporta que en breve será publicada la sinónima entre esta especie y *Mulinia modesta*; mientras tanto se seguirá llamando *M. coloradoensis* a los especímenes de esta especie en el Delta del Río Colorado, en donde alguna vez constituyeron los invertebrados calcáreos dominantes (Kowaleski *et al.* 2000).

Densidad

La densidad media fue de 17 ind m⁻². Esta densidad fue mayor en los transectos 3 y 4 de CDA (tabla 3), probablemente por la abundancia estacional de *Tellina meropsis* y *Donax navicula*. También *Mellita longifissa* fue abundante en los transectos de CDA y no apareció en las otras localidades. La densidad más baja fue en el transecto IV2, donde no se encontraron organismos vivos, seguido por los transectos ECH2 e IS1 con aproximadamente 4 y 5 ind m⁻², respectivamente. La mayor densidad fue durante mayo en CDA, y la más baja en IS durante agosto.

En cuanto a densidad total de organismos, considerando todos los transectos, las mayores se registraron en las estaciones del mesomareal inferior y las menores en las estaciones del mesomareal superior (figs. 2–4). La excepción fueron CDA3 y CDA4 (fig. 2), donde la especie *T. meropsis* fue muy abundante en las dos estaciones del mesomareal superior.

Riqueza, diversidad y equitatividad de especies

La riqueza de especies y abundancia relativa fueron mayores en los transectos de CDA e IV, en el sur del área de estudio (tabla 4, fig. 5). Las máximas riqueza y abundancia relativa se presentaron en CDA3 con 13 especies, y las mínimas ocurrieron en IS2, donde no se encontraron organismos vivos.

will be declared a junior synonym of *Mulinia modesta* in a forthcoming book; however, until publication of this volume, we continue to use the name *M. coloradoensis* for specimens of this species from the Colorado Delta] This species was once the dominant shelly invertebrate in the Colorado Delta (Kowalewski *et al.* 2000).

Density

The average density of organisms was 17 ind m⁻². Population densities were greatest in CDA transects 3 and 4 (table 3), largely as a consequence of the seasonal abundance of *Tellina meropsis* and *Donax navicula* at that location. *Mellita longifissa* was also abundant in the CDA transects but nowhere else. Population densities were lowest at the IV2 transect,

Tabla 3. Promedio de la densidad (número de organismos/m²) en cada transecto.

Table 3. Mean density (number of individuals per square meter) at each transect.

Transecto	Densidad (ind m ⁻²)
CDA1	12.44
CDA2	13.90
CDA3	48.66
CDA4	41.66
IV	18.72
IS1	5.38
IS2	0
ECH1	26.66
ECH2	4.50
GSC	24.40

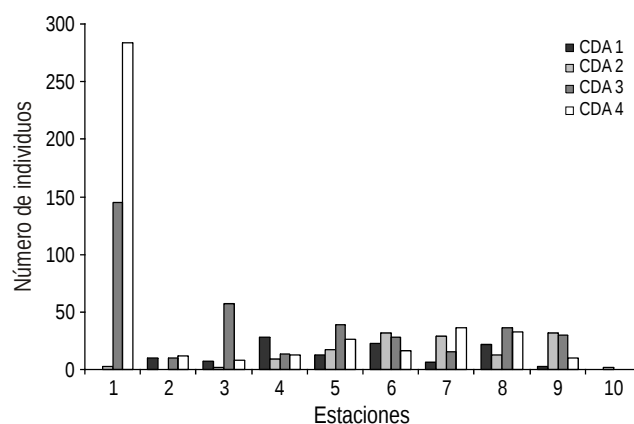


Figura 2. Variación en la densidad de la fauna macromareal de los transectos de Campo Don Abel (CDA). Intermareal superior está a la izquierda de la figura y el intermareal inferior a la derecha.

Figure 2. Variation in faunal density at the Campo Don Abel (CDA) transects. High intertidal is to the left, low intertidal to the right.

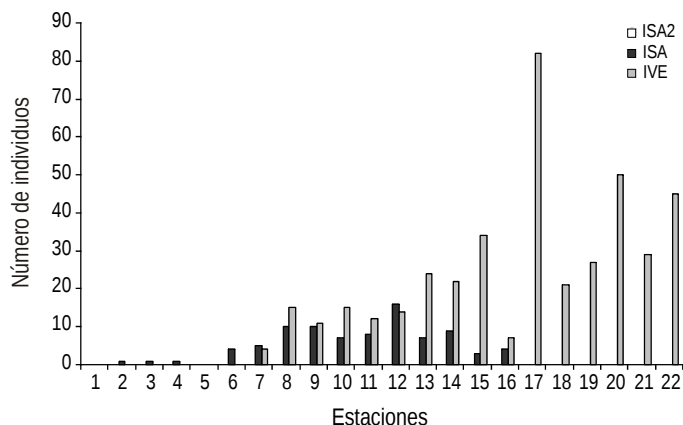


Figura 3. Variación en la densidad de la faunal macromareal de los transectos de Isla Vega (IV) e Isla Sacatosa (IS). Intermareal superior está a la izquierda y el intermareal inferior a la derecha.

Figure 3. Variation in faunal density at the Vega Island (IV) and Sacatosa Island (IS) transects. High intertidal is to the left, low intertidal to the right.

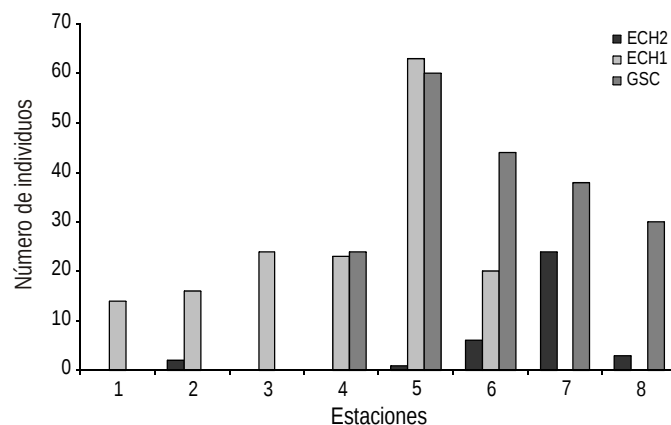


Figura 4. Variación en la densidad de la faunal macromareal de los transectos de Estero Chayo (ECH) y Golfo de Santa Clara (ESC). Intermareal superior está a la izquierda y el intermareal inferior a la derecha.

Figure 4. Variation in faunal density at the Chayo Estuary (ECH) and Gulf of Santa Clara (ESC) transects. High intertidal is to the left, low intertidal to the right.

Los valores de diversidad de especies mediante el índice de Shannon fueron mayores en los cinco transectos del sur, y la equitatividad fue también alta en cuatro de estos transectos (CDA e IV), no obstante la baja abundancia de organismos en CDA1 y CDA2 (figs. 6, 7). En los cinco transectos del norte (IS1, IS2, ECH1, ECH2 y GSC), los valores de diversidad y equitatividad fueron bajos.

Distribución y asociación de especies

En el dendrograma de localidades se forman dos agrupaciones mayores, la de mayor similitud que agrupa los cuatro transectos del sur (CDA1 a CDA4), y la segunda, que comprende el resto de localidades (fig. 8). En este segundo grupo muestran mayor similitud los tres transectos cercanos a la boca del río (ECH1, ECH2 y GSC).

En el dendrograma de especies (fig. 9) se pueden identificar varios grupos distintos. Las especies más abundantes forman tres grupos: el primero caracterizado por los ampliamente distribuidos *Nassarius moestus*, *Chione fluctifraga* y *Glottidia palmeri*; el segundo integrado por las especies comunes en la parte sur (CDA), *Mellita longifissa*, *Chione pulicaria*, *Tellina meropsis* y *Donax navicula*; y el tercero formado por las especies más comunes en las localidades intermedias (IV y IS1), *Mulinia coloradoensis*, *Strigilla interrupta*, *Natica chemnitzii* y *Protothaca grata*. En el resto del diagrama de agrupamiento están las especies con baja abundancia y que generan pocos cambios en la composición y arreglo del diagrama.

Discusión

Composición de especies

Como en el Delta del Colorado el sustrato es de arenas medias a lodos (Thompson 1968), están ausentes especies incrustantes y domina en la fauna mesomareal el gastrópodo

where no live individuals were recovered. The ECH2 and IS1 transects had the next lowest densities, approximately 4 and 5 ind m⁻², respectively. Densities were higher in the May CDA transects than in the October CDA transects, but lower in the August IS transect than in the December IS transect.

Within each transect (figs. 2–4), population densities tended to be higher in the low intertidal stations and lower in the high intertidal stations. The exceptions were CDA3 and CDA4 (fig 2), where one species, *T. meropsis*, was very abundant at the two high intertidal stations. If these occurrences are disregarded, these transects also tend to display higher densities in the lower stations.

Species richness, diversity and equitability

A maximum richness of 13 species occurred at CDA3. This transect also had the highest number of individuals. No individuals, and thus no species, were found alive in IS2. Species richness tended to be higher in the CDA and IV transects in the southern part of the study area, although the southern transects also tended to have a greater number of individuals than the northern localities (table 4, fig. 5)

Values for species diversity, as measured by the Shannon index, were highest in the five southern transects, and equitability was also higher in four of these transects (CDA and IV), despite the relatively low abundances in the CDA1 and CDA2 transects (figs. 6, 7). The five northern transects (IS1, IS2, ECH1, ECH2 and GSC) were characterized by relatively low diversity and equitability values.

Species distribution and association

The dendrogram of localities (fig. 8) showed a distinct cluster containing the four southernmost transects (CDA1–4) and a

Tabla 4. Riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad para cada transecto.

Table 4. Abundance, species richness, diversity and equitability per transect.

Transecto	Estaciones	Abundancia	No. de especies	Diversidad (Shannon)	Equitatividad
CDA1	9	112	4	0.4125	0.6851
CDA2	10	139	7	0.5095	0.6029
CDA3	9	438	13	0.4979	0.4469
CDA4	9	375	9	0.6227	0.6525
IV1	22	412	8	0.5594	0.6194
IS1	16	86	5	0.2350	0.3362
IS2	15	0	0	0	0
ECH1	6	160	3	0.1797	0.3767
ECH2	8	36	3	0.2821	0.5913
GSC	8	196	4	0.2096	0.3481

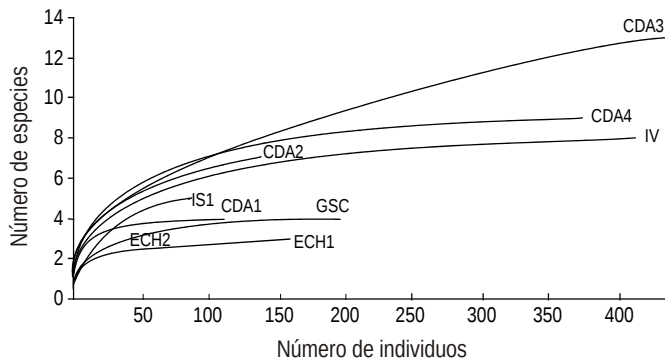

Figura 5. Curva de rarefacción de la riqueza de especies y abundancia en cada transecto. El nombre de las localidades se muestra en la figura 1 y tabla 1.

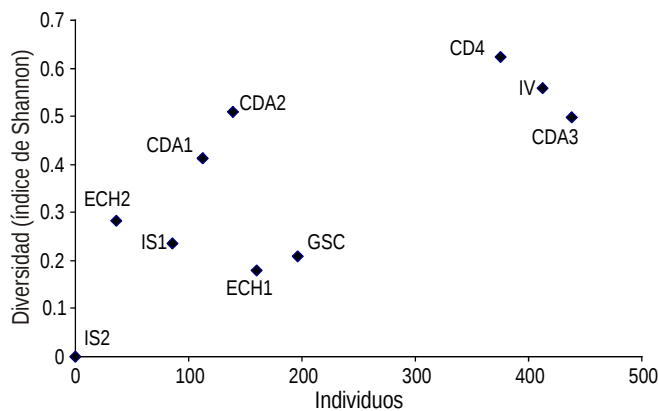
Figure 5. Species richness and number of individuals at each transect. For locality names see figure 1 and table 1.

Figura 6. Diversidad de especies (Índice de Shannon) y número de individuos en cada transecto. El nombre de las localidades se muestra en la figura 1 y tabla 1.

Figure 6. Species diversity (Shannon index) and number of individuals at each transect. For locality names see figure 1 and table 1.

second cluster of the remaining five localities. Within this second cluster, the three transects closest to the river mouth (ECH1, ECH2 and GSC) showed greater similarity.

In the dendrogram of species (fig. 9) it is possible to identify several distinct groups. The most abundant species fall into three groups: the first characterized by the broadly distributed *Nassarius moestus*, *Chione fluctifraga* and *Glottidia palmeri*; the second characterized by the species found only in the southernmost (CDA) transects, *Mellita longifissa*, *Chione pulicaria*, *Tellina meropsis* and *Donax navicula*; and the third characterized by the species most commonly found in the middle localities (IV and IS1), *Mulinia coloradoensis*, *Strigilla interrupta*, *Natica chemnitzii* and *Protothaca grata*. The remaining clusters consist of species with such low abundances that small changes due to sampling would likely alter the composition and arrangement of the clusters.

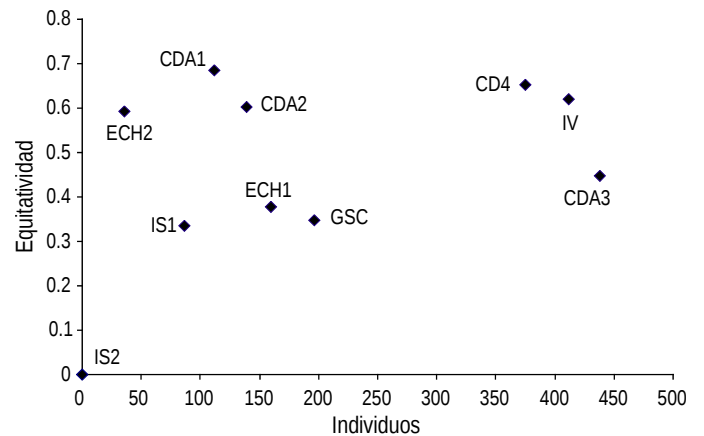

Figura 7. Equitatividad y número de individuos en cada transecto. El nombre de las localidades se muestra en la figura 1 y tabla 1.

Figure 7. Equitability and number of individuals at each transect. For locality names see figure 1 and table 1.

Nassarius moestus, un carroñero epifaunal. Son abundantes, en el área norte el braquiópodo *Glottidia palmeri* y en la sur los equinoideos sedimentívoros, someros e infaunales, *Mellita longifissa* y *Encope grandis*, porque su hábitat está limitado por las características del sustrato (Keen 1971, Keen y Coan 1974). Unas especies sólo se encontraron en el muestreo de verano, seguramente por ser su época de reclutamiento ya que predominaron organismos juveniles. Además, otras especies como el gasterópodo predador *Natica chemnitzii* resultaron raras.

Mulinia coloradoensis tiene el menor porcentaje en la fauna viva, pero sus conchas aportan constituyen hasta 84% de las conchas de los depósitos de las playas adyacentes (Kowalewski *et al.* 1994). Estos depósitos están formados por las conchas de estos organismos que vivieron antes de la construcción de las presas (Kowalewski *et al.* 1998). Este dramático cambio de abundancia puede atribuirse a la alteración ambiental por la reducción del flujo del río hacia su delta, desapareciendo sus condiciones estuarinas del pasado. Lo anterior se deduce de estudios con isótopos de oxígeno en conchas de moluscos que vivieron antes de la construcción de las presas, los cuales indican que *M. coloradoensis* prosperaba en aguas menos saladas (Rodríguez *et al.* 2001a, 2001b).

La segunda y sexta especies más abundantes, *Tellina meropsis* y *Donax navicula*, respectivamente, sólo se presentaron en dos transectos durante mayo de 2000. Probablemente, su presencia sólo sea temporal debido a un ciclo de vida corto y por distribuirse en parches, ya que no se encontraron organismos vivos en el muestreo de octubre ni en otro transecto.

Densidad

El aumento de la densidad de organismos con la profundidad del sustrato en la zona mesomareal probablemente se deba al mayor tiempo que están cubiertos por el agua. En el mesomareal inferior los organismos están menos tiempo expuestos, las temperaturas son menos extremas y, por tanto, son capaces de alimentarse mejor que la población de la zona mesomareal superior (Keen y Coan 1974).

No hay un patrón geográfico claro en el cambio de densidad de organismos en el área de estudio. En unos transectos de sustrato lodoso del norte (ECH1, GSC) disminuye la densidad con respecto a los arenosos de la parte sur, pero otros de sustrato lodoso en el norte (IS1, IS2, ECH2) muestran una mayor variación dado que su densidad es muy baja. La disminución en la densidad de ECH2 puede ser por su elevada posición en la zona intermareal. En el campo es difícil precisar su nivel de altura, pero la presencia de la vegetación de marisma (*Distichlis palmeri*) confirma dicha posición intermareal.

En los dos transectos de IS (IS1 e IS2) la densidad de especies fue baja. Esta característica puede ser consecuencia de que el área recibe agua del canal de Baja California con una salinidad ~39‰, siendo de 3‰ a 4‰ más alta que en los transectos alejados (Carriquiry y Sánchez 1999). La ausencia de organismos vivos en IS2 es sorprendente. Este transecto se muestreó durante agosto, la temporada más cálida del año, en condiciones de “antiniño”, con viento caliente y seco

Discussion

Species composition

The shelly intertidal fauna of the Colorado Delta is dominated by the gastropod *Nassarius moestus* (an epifaunal scavenger), several species of infaunal suspension-feeding bivalve mollusks, and the infaunal brachiopod *Glottidia palmeri*. The shallow infaunal deposit-feeding echinoids *Mellita longifissa* and *Encope grandis* are locally abundant and the predatory gastropod *Natica chemnitzii* is rare. Since hard substrates are absent on the Colorado Delta, the lack of encrusting species is not surprising.

Mulinia coloradoensis comprises less than 1% of the living fauna, but constitutes up to 84% of the shells in the adjacent beach deposits (Kowalewski *et al.* 1994). Because the beach deposits consist largely of shells that were alive before the construction of upstream dams and diversions (Kowalewski *et al.* 1998), this shift in relative abundance is most likely due to the environmental effects of reduced river flow to the delta and its estuary. Indeed, oxygen isotopes in pre-dam shells of this species indicate that it lived in brackish water (Rodríguez *et al.* 2001a, 2001b).

The second and sixth most abundant species, *Tellina meropsis* and *Donax navicula*, respectively, were present only in the two adjacent transects sampled in May 2000. These occurrences likely represent a successful spatfall of these species. These species are either short-lived, distributed in patches, or both, as we did not find any live individuals in the previous October sampling of the same transects, or in any other transect.

Density

The general increase in density with increasing depth in the intertidal zone is likely the result of the increase in the duration of submersion. Individuals in the lower part of the intertidal zone are less frequently exposed, experience fewer extremes in temperature, and are able to feed longer than populations higher in the intertidal zone.

There is no obvious geographic pattern in the variation of density within the study area. Some transects (ECH1, GSC) from some of the muddy substrates in the north fall within the range of the densities of the southern, sandier transects, while other northern, muddy transects (IS1, IS2, ECH2) have very low densities. The low density of the ECH2 transect may be the result of its position high in the intertidal zone. Precise elevations are difficult to determine in the field, but the presence of the marsh grass *Distichlis palmeri* at this transect suggests a high intertidal position.

Both the IS1 and IS2 transects have low densities. This area receives the saline (~39‰) outflow from the Baja California channel, but salinities are only 3–4‰ higher than in the surrounding transects (Carriquiry and Sánchez 1999). The lack of any live fauna in IS2 is striking. This transect was sampled

procedente del norte que produce mucha turbidez. Por este alto rigor ambiental probablemente los organismos infaunales se entierran más profundo durante este periodo para evitar las altas temperaturas y poder desplazarse hacia la parte inferior de la zona mesomareal. Para resolver esta interrogante es necesario un muestreo más frecuente e intensivo.

Se obtuvo un promedio de abundancia de 17 ind m⁻², la cual no se puede comparar directamente con la de 25 a 50 ind m⁻² obtenida por Kowalewski *et al.* (2000) de las tanatocenosis anteriores a la construcción de las presas debido a que en los muestreos se utilizaron tamaños de malla diferentes. Kowalewski *et al.* (2000) hicieron sus observaciones con base a organismos mayores a 12.5 mm, mientras que en este trabajo se utilizó una abertura de malla de 6 mm. Sin considerar las especies menores a 12.5 mm, *N. moestus*, *T. meropsis* y *D. navicula*, la densidad es de aproximadamente 7 ind m⁻². Los dos valores obtenidos deberían ser mayores a los de Kowalewski *et al.* (2000), ya que en nuestras estimaciones incluimos especies como *M. longifissa* y *G. palmeri*, que son muy frágiles para preservarse en los depósitos de playa que muestrearon esos investigadores. Al eliminar las especies frágiles y pequeñas del muestreo realizado, la densidad resulta de 3 ind m⁻². Por lo tanto, se concluye que a partir de que las aguas del Río Colorado fueron confinadas y desviadas, la densidad de la macrofauna intermareal, se redujo de 25–59 ind m⁻², hasta 3–7 ind m⁻². Esto representa una disminución de entre 72% (de 25 a 7 m⁻²) y 94% (de 50 a 3 m⁻²).

Aunque la causa en la disminución de la densidad no está del todo clara, es obvio que de alguna forma influye el flujo del

in August, the hottest time of the year, during La Niña conditions, with hot, dry winds blowing from the north and causing high turbidity. Infaunal organisms may have burrowed more deeply during this time period to avoid the high temperatures and epifaunal organisms may have moved into deeper water for the same reason. More intensive and more frequent surveys are necessary to resolve this question.

Our mean abundance estimate of 17 ind m⁻² cannot be directly compared to Kowalewski *et al.*'s (2000) estimate of 25 to 50 ind m⁻² for the era before upstream dams because of the different mesh sizes used in both studies. Kowalewski *et al.*'s estimate is based on the number of individuals larger than 12.5 mm in the adjacent beach accumulations, while our samples were sieved through a 6-mm mesh. If we do not count the specimens of *N. moestus*, *T. meropsis* or *D. navicula*, all smaller than 12.5 mm, then our adjusted densities are approximately 7 ind m⁻². The actual comparable value may be even lower because we include specimens of *M. longifissa* and *G. palmeri*, both of which are likely too fragile to be preserved in the beach deposits that were the source of Kowalewski *et al.*'s (2000) estimate. Eliminating individuals of both small and fragile species from our samples produces an estimated density of 3 ind m⁻². We therefore conclude that, since the upstream diversion of Colorado River water, densities of comparable-sized shelly invertebrates have been reduced from 25–50 to 3–7 ind m⁻². This represents a reduction of 72% (from 25 to 7 ind m⁻²) to 94% (from 50 to 3 ind m⁻²).

Although the proximate cause of this decline in density is not clear, it seems obvious that it is in some way related to the lack of river flow to the delta. The river may have supplied additional nutrients to the delta and northern Gulf of California

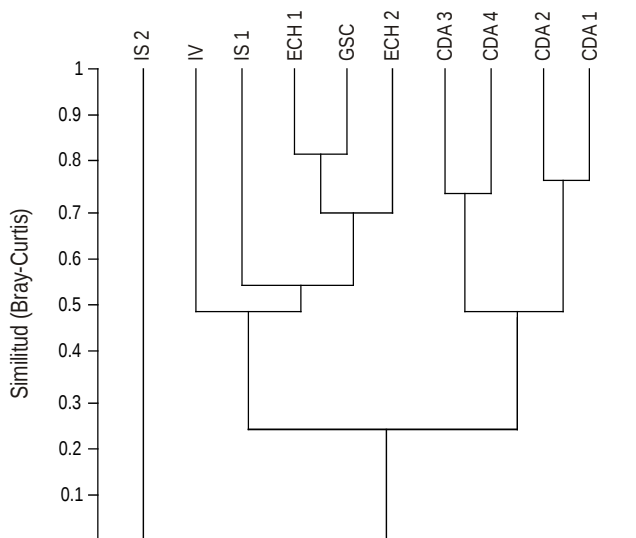


Figura 8. Dendrograma de las localidades en base a la abundancia transformada, análisis de agrupamiento de la similaridad de Bray-Curtis y el método de par de grupos sin peso (*unweighted pair-group*). Para el nombre de las localidades, ver figura 1 y tabla 1. La localidad de IS2 no presentó organismos vivos.

Figure 8. Dendrogram of localities based on log-transformed abundances, Bray-Curtis similarities and unweighted pair-group method of cluster analysis. For locality codes see figure 1 and table 1. Locality IS2 had no live individuals.

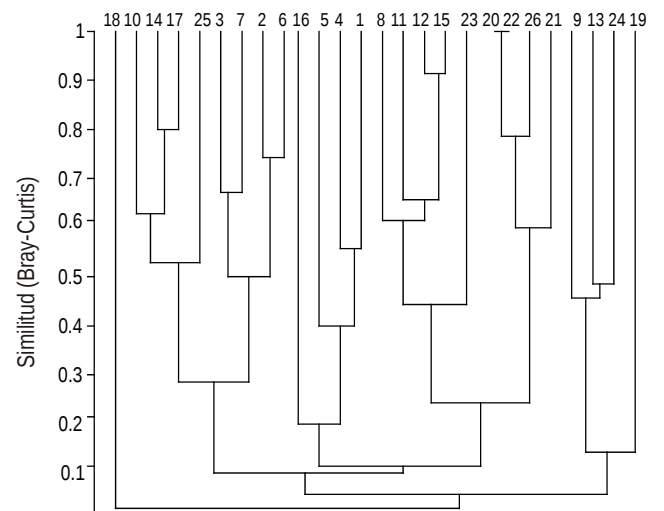


Figura 9. Dendrograma de las especies en base a la abundancia, similaridad de Bray-Curtis y método de análisis de agrupamiento (*unweighted pair-group*). Para las especies, ver el código de números de la tabla 2.

Figure 9. Dendrogram of species based on log-transformed abundances, Bray-Curtis similarities and unweighted pair-group method of cluster analysis. For species code numbers see table 2.

río hacia el delta. El río debió aportar nutrientes al delta y al norte del Golfo de California en cantidades suficientes para mantener las densas poblaciones de organismos del pasado. Sin embargo, en la actualidad la parte norte del golfo es altamente productiva, sólo que parece estar más limitada por la cantidad de luz que por la disponibilidad de nutrientes (Hernández-Ayón *et al.* 1993, Millán-Núñez *et al.* 1999). Por lo tanto, el aparente aumento de la salinidad debido a que ya no llega agua del río, puede ser la causa de la disminución de la densidad de fauna macrobentónica, como es el caso específico del bivalvo *M. coloradoensis*. Rodríguez *et al.* (2001a, 2001b) argumentan que esta especie vivía en aguas con menor salinidad que la que se presenta actualmente. Finalmente, el déficit de sedimento, que no llega por la presencia de las presas río arriba, así como la ausencia en su descarga, da como resultado que el sedimento sea erosionado y resuspendido sobre toda la planicie del delta (Carriquiry y Sánchez 1999).

Si en el estudio de Kowalewski *et al.* (2000) se elimina *M. coloradoensis*, el cálculo de la densidad es de 4–8 ind m⁻², muy cerca del ajuste realizado a nuestros resultados, 3–7 ind m⁻². Así, la disminución en la densidad de individuos desde que se alteró la influencia del río puede ser explicada por la drástica reducción de la población de *M. coloradoensis*.

Riqueza, diversidad y equitatividad de especies

Las curvas de rarefacción de los transectos muestran diferencias debido a las condiciones ambientales que caracterizan a las localidades. Quienes tienen condiciones ambientales menos rigurosas son: CDA1, ECH1, ECH2 y GSC están por abajo de los demás (fig. 5), las de CDA3 y ECH1 quienes están en los extremos, presentan la mayor diferencia por la menor interacción biológica. Las estaciones de Estero Chayo (ECH1 y ECH2), GSC, IS1 y CDA1 representan las localidades con condiciones ambientales más rigurosas, lo cual se traduce en una más baja diversidad. En CDA3, CDA4, CDA2 e IV, indican condiciones ambientales menos rigurosas y donde se da un mayor número de interacciones biológicas, lo cual se manifiesta en una mayor diversidad, lo cual cabe esperar por ser las estaciones donde existe menor variabilidad en los parámetros ambientales de la zona intermareal, como salinidad, temperatura y tiempo de exposición en las planicies de mareas.

En la comparación del índice de diversidad de Shannon y la equitatividad con el tamaño de muestra (figs. 6, 7), se observa que las localidades del sur (CDA1 a 4, IV) son muy diversas y con alta equitatividad, mientras que las del norte tienen diversidad y equitatividad baja (IS1, ECH1, ECH2, GSC). Aun cuando estos valores pueden ser afectados por el tamaño de muestra (Krebs 1998), su explicación más probable es que se relacionen con el rigor ambiental, en forma similar como se explicó con anterioridad para las curvas de rarefacción.

Distribución y asociación de especies

El dendograma por localidades separa los cuatro transectos del sur (CDA) de los del norte (IS, IV, ECH, GSC; fig. 8). Esta

to support larger populations. However, the northern gulf is highly productive at present and productivity appears to be limited by light rather than by the availability of nutrients (Hernández-Ayón *et al.* 1993, Millán-Núñez *et al.* 1999). Increased salinity since the diversion of fresh water may also have caused the decline in overall density by reducing the population size of the once-dominant *Mulinia coloradoensis*. Rodríguez *et al.* (2001a, 2001b) document that this species once lived in waters lower in salinity than usually present today. Finally, the lack of sediment input due to upstream dams and the lack of river discharge has resulted in the dominance of sediment erosion and reworking over deposition in the area (Carriquiry and Sánchez 1999). This change in sedimentary regime may have changed the properties of the substrate.

Simply eliminating individuals of *M. coloradoensis* from Kowalewski *et al.*'s (2000) calculations results in density estimates of 4–8 ind m⁻², very close to our size-adjusted estimates of 3–7 ind m⁻². Thus, the reduction in the density of individuals since upstream diversions can be largely explained by the drastic reduction in the population of *M. coloradoensis*.

Species richness, diversity and equitability

Although figure 5 suggests that the rarefaction curves of transects CDA1, ECH1, ECH2 and GSC lie well below those of the other transects, the 95% confidence limits (not shown) of the CDA3 and ECH1 curves, the two most different rarefaction curves, largely overlap. While sample size may have an effect on both diversity (Shannon index) and equitability (figs. 6, 7), there appears to be a separation of transects into relatively high diversity and high equitability southern locations (CDA1–4, IV), and relatively low diversity, low equitability northern locations (IS1, ECH1, ECH2, GSC). The low diversity and equitability values for the northern transects may be a consequence of the muddy substrates and higher salinities in these localities.

Species distribution and association

The separation of the four southern (CDA) transects from the northern ones (fig. 8) may be the result of differences related to substrate and salinity. The CDA substrates are fine sands and silts, while the more northerly localities are dominated by mud (Thompson 1968). In addition, the broader intertidal zone and higher tidal range of the northern localities may cause locally high salinities since the thin prism of seawater during the rising and falling tide is subjected to evaporation. The more open circulation in the south may tend to produce salinities more like that of the adjacent open Gulf of California. The sediment distribution and salinity maps obtained by Carriquiry and Sánchez (1999) are consistent with this interpretation.

The species associations (fig. 9) identify a group of species characteristic of the four southern transects, perhaps reflecting the preference of these species for sandier substrates and more normal salinities. A second cluster consists of species typical

agrupación se explica por la diferencia de sustratos y de la salinidad. El sustrato de CDA es predominantemente arena fina, en tanto hacia el norte predominan los limos y los lodos (Thompson 1968). En tanto, la salinidad es mayor en el norte por la alta evaporación y lo somero de las aguas. Además, la circulación en el sur está influenciada por el agua marina con salinidades típicas del Golfo, como son mostradas por Carriquiry y Sánchez (1999).

La figura 9 tiene un grupo característico para los cuatro transectos del sur (CDA), además de que dichas especies muestran preferencia por sustrato arenoso y salinidad marina; en el segundo grupo están las especies de las localidades intermedias (IV y IS) y, por último, el tercer grupo lo forma las especies que se encuentran más dispersas. Las localidades de más al norte, las cercanas a la boca del río, no presentan especies características.

En la macrofauna intermareal de las planicies de marea en el Delta del Río Colorado domina el gastrópodo epifaunal *N. moestus*, los moluscos bivalvos infaunales *T. meroposis*, *C. fluctifraga*, *D. navicula*, el equinoideo infaunal *M. longifissa* y el braquiópodo infaunal *G. palmeri*. La abundancia de los equinoideos se restringe al sur del área, en partes arenosas de planicie de marea, y los bivalvos *T. meroposis* y *D. navicula* sólo se encontraron en el muestreo de verano.

La densidad en los transectos, varía desde cero individuos por metro cuadrado hasta 49 ind m⁻², con un promedio de 17 ind m⁻². Cuando no se consideran los individuos pequeños y frágiles, la densidad promedio es 3 a 7 ind m⁻². Este ajuste de la densidad es mucho menor de los 25 a 50 ind m⁻² que obtuvieron antes de la construcción de las presas en el Río Colorado (Kowalewski *et al.* 2000). Esta disminución en la densidad de la fauna, se debe a que el molusco bivalvo *M. coloradoensis* no es tan abundante a partir de la construcción de las presas.

La diversidad y equitatividad en la macrofauna es mayor en los transectos del sur; sin embargo, esta también se debe al tamaño más grueso del sedimento y a la salinidad. La fauna de las localidades del sur es diferente de las otras localidades posiblemente como una consecuencia en la diferencia del sustrato y la salinidad. Las localidades cerca de la desembocadura del río no tienen una composición de especies que se distinga.

Comparando la macrofauna intermareal del Delta del Río Colorado actual con la que existía antes de la construcción de las presas, ahora ésta es menos abundante y la especie que dominaba, *M. coloradoensis*, ya no es tan común. El aumento de la salinidad en el norte del Golfo de California y los cambios del régimen sedimentario a partir de la disminución del flujo del Río Colorado son los dos factores que explican estos cambios.

Agradecimientos

Agradecemos a C Rodríguez, D Goodwin, A Garry, E Johnson, M Juárez, M Marrón, D Sánchez, R Ulloa y S Ramos por su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo fue apoyado por la Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de

of the intermediate localities (IV and IS), while a third consists of the most widespread species. The northernmost localities (those closest to the river mouth) do not have a distinctive species composition.

The shelly fauna of the tidal flats of the Colorado River Delta is dominated by the epifaunal gastropod *N. moestus*, the infaunal bivalve mollusks *T. meroposis*, *C. fluctifraga* and *D. navicula*, the infaunal echinoid *M. longifissa* and the infaunal brachiopod *G. palmeri*. Some abundant species are restricted to the southernmost sandier portions of the tidal flats and some were found only during the spring sampling.

Faunal densities among transects vary from 0 to 49 ind m⁻², with an average of 17 ind m⁻². When adjusted to remove the small and fragile individuals, mean density is from 3 to 7 ind m⁻². These size-adjusted densities are substantially lower than the 25 to 50 ind m⁻² estimated by Kowalewski *et al.* (2000) for the pre-dam Colorado Delta. The reduction in density is largely due to the near elimination of the bivalve mollusk *M. coloradoensis* from the post-dam fauna.

Diversity and equitability of the shelly fauna is higher in the southern transects, perhaps as a consequence of the coarser grain size and near-normal salinity. The southern localities are faunally distinct from the other localities, perhaps due to differences in substrate and salinity. Localities close to the river mouth are not distinct in species composition.

Compared to the pre-dam shelly fauna, the shelly invertebrate macrofauna of the tidal flats of the Colorado River Delta is less abundant and *M. coloradoensis*, the once-dominant species, is now uncommon. The increase in the salinity of the northern Gulf of California and changes in sedimentation regime since the cessation of Colorado River flow are the most likely explanations for these changes.

Acknowledgements

We thank C Rodríguez, D Goodwin, A Garry, E Johnson, M Juárez, M Marrón, D Sánchez, R Ulloa and S Ramos for their help with the field work, and LV Faulkner-Alemán for his help with the translation. This work was supported by the Autonomous University of Baja California, CONACYT (project 28122T) and the National Science Foundation. This is CEAM publication number 51.

Ciencias Marinas, CONACYT proyecto 28122T y National Science Foundation. Ésta es la publicación número 51 del CEAM.

Referencias

- Aragón-Noriega EA, Calderón-Aguilera LE. 2000. Does damming of the Colorado River affect the nursery area of blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* (Decapoda; Penaeidae) in the upper Gulf of California? Rev. Biol. Trop. 48: 867–871.
- Calderón-Aguilera LE, Marinone SG, Aragón-Noriega EA. 2003. Influence of oceanographic processes on the early life states of the

- blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) in the Upper Gulf of California. J. Mar. Syst. 39: 117–128.
- Carbajal N, Souza A, Durazo R. 1997. A numerical study of the ex-ROFI of the Colorado River. J. Mar. Syst. 12: 17–33.
- Carriquiry JD, Sánchez A. 1999. Sedimentation in the Colorado River delta and upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. Mar. Geol. 158: 125–145.
- D'Agrosa C, Lennert-Cody CE, Vidal O. 2000. Vaquita by-catch in Mexico's artisan gillnets fisheries: Driving a small population to extinction. Conserv. Biol. 14: 1110–1119.
- Flanagan CA, Hendrickson JR. 1976. Observations on the commercial fishery and reproductive biology of the totoaba, *Cynoscion macdonaldi*, in the northern Gulf of California. Fish. Bull. 74: 531–544.
- Galindo-Bect MS, Glenn EP, Page HM, Galindo-Bect LA, Hernández-Ayón JM, Petty RL, García-Hernández J. 2000. Analysis of the penaeid shrimp catch in the northern Gulf of California in relation to Colorado River discharge. Fish. Bull. 98: 222–225.
- Goodwin DH, Flessa KW, Schöne BR, Dettman DL. 2001. Cross-calibration of daily increments, stable isotope variation and temperature in the Gulf of California bivalve mollusk *Chione cortezi*: Implications for paleoenvironmental analysis. Palaios 16: 387–398.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9 pp.
- Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect MS, Flores-Báez BP, Álvarez-Borrego S. 1993. Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. Estuar. Coast. Shelf Sci. 37: 593–602.
- Keen AM. 1971. Sea Shells of Tropical West America: Marine Mollusks from Baja California to Peru. 2nd ed. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 1064 pp.
- Keen AM, Coan E. 1974. Marine Molluscan Genera of Western North America: An Illustrated Key. 2nd ed. Stanford Univ. Press, Stanford, California, 208 pp.
- Kowalewski M. 1996. Taphonomy of a living fossil: The lingulide brachiopod *Glottidia palmeri* from Baja California, Mexico. Palaios 11: 244–265.
- Kowalewski M, Flessa KW, Aggen JA. 1994. Taphofacies analysis of recent shelly cheniers (beach ridges), northeastern Baja California. Facies 31: 209–242.
- Kowalewski M, Goodfriend GA, Flessa KW. 1998. High-resolution estimates of temporal mixing within shell beds: The evils and virtues of time-averaging. Paleobiology 24: 287–304.
- Kowalewski M, Avila-Serrano GE, Flessa KW, Goodfriend GA. 2000. Dead delta's former productivity: Two trillion shells at the mouth of the Colorado River. Geology 28: 1059–1062.
- Krebs CJ. 1998. Ecological Methodology. 2nd ed. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco, 620 pp.
- Lavín MF, Sánchez S. 1999. On how the Colorado River affected the hydrography of the upper Gulf California. Cont. Shelf Res. 19: 1545–1560.
- Lavín MF, Godínez VM, Álvarez LG. 1998. Inverse-estuarine features of the upper Gulf of California. Estuar. Coast. Shelf Sci. 47: 769–795.
- Millán-Núñez R, Santamaría-del-Ángel E, Cajal-Medrano R, Barocio-León OA. 1999. El delta del Río Colorado: Un ecosistema con alta productividad. Cienc. Mar. 25: 509–524.
- Miranda-Reyes F, Reyes-Coca S, García-López J. 1990. Climatología de la región noroeste de México. Parte I. Precipitación. Rep. Tec. EBA No. 3, CICESE, Ensenada, Baja California, México, 160 pp.
- Rodríguez CA, Flessa KW, Dettman DL. 2001a. Effects of upstream diversion of Colorado River water on the estuarine bivalve mollusc *Mulinia coloradoensis*. Conserv. Biol. 15: 249–258.
- Rodríguez CA, Flessa KW, Téllez-Duarte MA, Dettman DL, Avila-Serrano GE. 2001b. Macrofaunal and isotopic estimates of the former extent of the Colorado River estuary, Upper Gulf of California, Mexico. J. Arid Environ. 49: 183–193.
- Rowell KR, Flessa KW, Dettman DL, Román M. 2005. The importance of Colorado River flow to nursery habitats of the Gulf Corvina (*Cynoscion othonopterus*). Can. J. Fish Aquatic Sci. 62: 2874–2885.
- Thompson RW. 1968. Tidal flat sedimentation on the Colorado River delta, northwestern Gulf of California. Bull. Geol. Soc. Am. Mem. 107, 133 pp.
- Villarreal-Chávez G, Carmona-Cedillo CM. 1999. Estructura de la comunidad bentónica (infauna) en el delta del Río Colorado, México. Rev. Biol. Trop. 47: 809–812.

Recibido en junio de 2005;
aceptado en septiembre de 2006.

Apéndice 1. Abundancia de especies por transecto.

Appendix 1. Species abundance per transect.

Especie	CDA1	CDA2	CDA3	CDA4	IV	IS1	IS2	ECH1	ECH2	GSC
<i>Nassarius moestus</i>	26	25	66	74	188	5		139	27	170
<i>Tellina meropsis</i>			286	144						
<i>Mellita longifissa</i>	71	85	46	118						
<i>Chione fluctifraga</i>					91	75		20	8	20
<i>Glottidia palmeri</i>					109					2
<i>Donax navicula</i>			26	19						
<i>Chione pulicaria</i>	13	14	2	9						
<i>Mulinia coloradoensis</i>			1		11	3				
<i>Encope grandis</i>		11								
<i>Pitar concinnus</i>			2	4						
<i>Strigilla interrupta</i>					6					
<i>Natica chemnitzii</i>			2		3					
<i>Solenosteira capitanea</i>		2				2				
<i>Nuculana impar</i>		1		3						
<i>Protothaca grata</i>			1		3					
<i>Tagelus affinis</i>										4
<i>Tellina amianta</i>				3						
Cangrejo braquiuro	2									
<i>Cumingia pacifica</i>						1			1	
<i>Epilucina californica</i>			2							
<i>Felaniella sericata</i>			1					1		
<i>Macoma siliqua siliqua</i>			2							
Molusco bivalvo no ident.					1					
<i>Olivella zanoeta</i>		1								
<i>Saxicava pacifica</i>				1						
<i>Bivalvo venerido</i>			1							