

## ESTUDIO EXPERIMENTAL DE LOS HABITOS TRÓFICOS DE *TROPHON GEVERSIANUS* (PALLAS 1774) (GASTROPODA: MURICIDAE): SELECCIÓN Y MANIPULACIÓN DE PRESAS

### EXPERIMENTAL STUDY OF FOOD HABIT IN *TROPHON GEVERSIANUS* (PALLAS 1774) (GASTROPODA: MURICIDAE): PREY SELECTION AND MANIPULATION

Claudia Andrade<sup>1</sup> & Carlos Ríos<sup>2</sup>

#### RESUMEN

En este trabajo se entregan evidencias experimentales sobre la selección y manipulación de presas por parte de *Trophon geversianus* mediante un diseño experimental bajo condiciones de laboratorio. La selección y manipulación de presas se analizó frente a una gama de organismos ofrecidos *ad-libitum* (12 especies de invertebrados marinos). La alimentación de *T. geversianus* en cuanto al tipo de presa capturada y el tiempo de manipulación de la presa, el cual transcurre desde el inicio de la interacción y perforación de la presa hasta su abandono, fueron realizadas para cada ejemplar de *T. geversianus*. La posibilidad que *T. geversianus* seleccione por tamaños fue analizada utilizando la especie más abundante en las zonas intermareales del estrecho de Magallanes. Los datos de esta experiencia fueron tomados *in-situ* midiéndose la longitud de los depredadores y los tamaños de presas consumidas efectivamente. Los resultados demuestran que la alimentación de *T. geversianus* está determinada por la selección de *Mytilus chilensis*, seguida por *Aulacomya ater*. Asimismo, existe una significativa correlación entre el tamaño de la presa consumida y el tamaño del depredador.

Palabras clave: Depredación, relaciones tróficas, Subantártica, gastrópodos, estrecho de Magallanes.

#### ABSTRACT

This research shows experimental evidence on prey selectivity and manipulation by *Trophon geversianus* in laboratory conditions. Prey selectivity and manipulation were studied in function of a range of organisms offered *ad-libitum* (12 species of marines invertebrates). Every specimen of *T. geversianus* was observed in relation to prey capture and manipulation time. These events were observed from the beginning of the interaction, perforation of the prey, until it is abandonment. Selection of prey size by *T. geversianus* was analyzed using the more abundant species in the Magellan intertidal zones. Data was collected *in-situ* recording predator length and prey size. Chilean mussel, *Mytilus chilensis*, is preferred

<sup>1</sup> Laboratorio de Hidrobiología, Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes. Casilla 113-D, Punta Arenas, Chile. E-mail: claudia.andrade@umag.c

<sup>2</sup> Dirección de Programas Antárticos, Universidad de Magallanes. Casilla 113-D, Punta Arenas, Chile

by *T. geversianus* followed by the ribbed mussel, *Aulacomya ater*. Also, there is a significant correlation between the size of the consumed prey and size of the predator.

Key words: Predation, trophic relationship, Subantartic, gastropods, Straits of Magellan.

## INTRODUCCIÓN

La depredación es considerada como una interacción biológica clave en la determinación de la estructura y organización de las comunidades naturales tanto terrestres como marinas (Connell 1975; Dayton 1971; Jaksic 1986; McQuaid 1985; Menge 2000; Menge & Sutherland 1976; Paine 1969, 1974). Al respecto, la generalización básica es que los depredadores a través del consumo preferencial sobre una especie competitivamente superior y, en consecuencia, potencialmente dominante, puede mantener su densidad lo suficientemente baja como para permitir la coexistencia de otras especies. Consecuentemente, la remoción de estos depredadores claves puede reducir la biodiversidad global de una comunidad (Connell 1975; Paine 1966, 1980).

El muricido *Trophon geversianus* (Pallas 1774) es uno de los carnívoros característicos de las comunidades intermareales (e.g. Benedetti-Cecchi & Cinelli 1997; Ríos & Gerdes 1997; Ríos & Mutschke 1999) y submareales (e.g. Gutt *et al.* 1999; Montiel *et al.* 2001; Ríos *et al.* 2003) de la región de Magallanes y, a pesar de la falta de información pertinente, se ha sugerido que es uno de los depredadores claves de la comunidad. Observaciones preliminares acerca de los hábitos tróficos de *T. geversianus*, sugieren una presión de depredación sobre un amplio espectro de presas, lo cual permite suponer un efecto relevante dentro de las comunidades que integra (Ríos *et al.* 2003<sup>1</sup>).

El presente trabajo documenta las relaciones tróficas que puede establecer *Trophon geversianus* con otros invertebrados típicos de las comunidades del estrecho de Magallanes, bajo condiciones experimentales de laboratorio. En particular se analizó la posible amplitud trófica de *T. geversianus*, considerando como hipótesis de trabajo que: a) la especie no presenta una selección alimentaria; y que b) la especie no selecciona a sus presas en función del tamaño de éstas.

El estudio permitirá incrementar el escaso co-

nocimiento acerca del rol ecológico de *T. geversianus* en los sistemas marinos australes, aspecto relevante si se considera que, en la actualidad, la especie está sometida a una fuerte extracción comercial al ser uno de los recursos que sostiene la pesquería de moluscos gastrópodos en la región de Magallanes (Santana 1998; Santana & Cañete 2001).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### a) Procedencia de las muestras

Los individuos de *T. geversianus* y de las presas utilizadas fueron colectados desde diferentes zonas intermareales y submareales del estrecho de Magallanes (Fig.1). Las recolecciones intermareales fueron realizadas manualmente durante la bajamar en Fuerte Bulnes (53° 38.15' S - 70° 54.38' W), Cabo Negro (52° 55.89' S - 70° 49.11' W) y Chabunco (52° 59.26' S - 70° 50.02' W) y las recolecciones submareales fueron realizadas mediante buceo semi-autónomo, a profundidades de hasta 4 m, en Bahía Gente Grande (52° 53.24' S - 70° 12.30' W) y en Bahía Laredo (52° 58.11' S - 70° 49.56' W).

Todos los ejemplares colectados fueron trasladados inmediatamente a acuarios con circulación permanente de agua de mar, localizados en el Centro de Investigación para la Acuicultura de la Universidad de Magallanes (Bahía Laredo, estrecho de Magallanes). Se estableció un período de aclimatación a las condiciones de laboratorio de 7 días previo al inicio de los experimentos.

Los individuos de *T. geversianus* y de las presas fueron medido utilizando un pie de metro de precisión 0,1 mm. Los experimentos fueron realizados durante los meses de enero y febrero de 2006 (verano austral).

### b) Unidades experimentales

<sup>1</sup> Ríos, C., Y. Cariceo & E. Mutschke. 2003. Interacciones Tróficas en comunidades litorales del Estrecho de Magallanes: ¿Qué come *Trophon geversianus* (Gastropoda: Muricidae) (Pallas, 1774)? XXII Congreso de Ciencias del Mar, Sociedad Chilena de Ciencias del Mar- Universidad de Magallanes, Punta Arenas. Actas de Resúmenes.



ciones se hicieron día por medio, estableciéndose como horario para la recolección y reposición de las presas atacadas y perforadas por las 09:00 AM y a las 14:00 PM.

#### d) Experimento de selección por tamaño de presa

Para esta experiencia se utilizaron como presas ejemplares de *Mytilus chilensis* (Hupé 1854). Esta es una de las especies más abundante en las zonas intermareales del estrecho de Magallanes. Se utilizaron un total de 81 ejemplares del mitílido con tamaños que fluctuaron entre 37,8-65,9 mm de longitud. Estos tamaños fueron clasificados arbitrariamente en tres categorías ordinales: pequeños, medianos y grandes. En cuanto al depredador, se utilizaron 27 ejemplares de *T. geversianus* cuyos tamaños corporales variaron entre 33,9 mm y 70,0 mm los cuales también fueron agrupados arbitrariamente como pequeños, medianos y grandes. Por cada 3 ejemplares de *T. geversianus* de cada categoría de tamaño se ofrecieron 9 individuos de *M. chilensis* (3 pequeños, 3 medianos y 3 grandes). La longitud promedio, cantidad de depredadores y de presas utilizadas para cada acuario de esta experiencia se muestran en la Tabla 2. Se tomaron datos *in-situ* de los ejemplares de *T. geversianus* y de los tamaños de presas atacadas (*i.e.* perforadas y abandonadas). Los experimentos fueron mantenidos entre 11 y 15 días. La recolección de las valvas de *M. chilensis* se hizo con el mismo criterio horario del experimento anterior y no hubo reposición de estas.

TABLA 2. Longitudes promedios (L.p., mm) de ejemplares de *Mytilus chilensis* (presas) y de *Trophon geversianus* (depredador) utilizados en el experimento sobre selección por tamaño de la presa.  $\pm$  = desviación estándar, n = número de especímenes.

| Unidades experimentales | Experimento de selección para tamaño de presa L.p (mm) |    |                |   |
|-------------------------|--|----|----------------|---|
|                         | Presas   | N  | Depredador     | N |
| Acuario 1               | 52,2 $\pm$ 7,9   | 27 | 41,0 $\pm$ 4,1 | 9 |
| Acuario 2               | 54,4 $\pm$ 8,4   | 27 | 52,6 $\pm$ 1,3 | 9 |
| Acuario 3               | 60,3 $\pm$ 11,2  | 27 | 64,6 $\pm$ 3,8 | 9 |

#### e) Éxito/Fracaso de la Depredación e Índice de Depredación

En este trabajo se tomaron datos para cuantificar dos aspectos complementarios a las estrategias alimentarias de *T. geversianus* estudiadas en el experimento de selección de presas. Estos son el Éxito/Fracaso de la depredación (“drilling success”; Tull & Gaese 1993; Gordillo & Amuchástegui 1998) para la cual se partió del supuesto que una perforación incompleta constituye un evento fallido de depredación. Así, este parámetro expresa el porcentaje de éxito y resulta de dividir el número de perforaciones completas por el número total de intentos, dado por la suma de las perforaciones incompletas y completas. Los porcentajes de depredación obtenidos se expresaron según la siguiente escala:

- 0 – 20% muy poco exitosa
- 20 – 40% poco exitosa
- 40 – 60% moderadamente exitosa
- 60 – 80% exitosa
- 80 – 100% muy exitosa

Un segundo parámetro analizado fue el Índice de depredación (“predation rate”, Vermeij 1980; Gordillo & Amuchástegui 1998) en el cual la proporción de depredación se calculó tomando la proporción de valvas perforadas en relación al número total de valvas disponibles. Los valores obtenidos se expresaron según la siguiente escala:

- 0,0 – 0,25 bajo
- 0,25 – 0,50 moderado
- 0,50 – 0,75 elevado
- 0,75 – 1,0 muy elevado

#### f) Análisis de los datos

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente utilizando los paquetes computacionales *Statistica*<sup>®</sup>, *StatView*<sup>®</sup> y *Sisa*<sup>®</sup>. Para el experimento de selección de presas se realizó la prueba Exacta de Fischer en una tabla de 2\*5 para evaluar diferencias significativas. Para el experimento de selección por tamaño los resultados fueron analizados gráficamente con un “box plot”, en conjunto con un análisis de regresión lineal. En este último caso la significancia de r fue analizada con la prueba de Z (Sokal & Rohlf 1995) bajo la hipótesis  $H_0 : r = 0$ .

## RESULTADOS

## a) Experimento de selección de presas

Se encontró una diferencia altamente significativa en la selección de presas por parte de los individuos de *T. geversianus* (Prueba Exacta,  $P < 0,001$ ). Las frecuencias de ataque observadas fueron considerablemente diferentes según las presas ofrecidas. La presa *Mytilus chilensis* fue atacada mucho más que cualquier otra especie, seguida por la presa *Aulacomya ater*, *Perumytilus purpuratus* y *Hiatella solida* (Fig. 2). Las otras presas ofrecidas (*Chlamys patagonicus*, *Ensis macha*, *Eurhomalea exalbida*, *Paraeuthria plumbea*, *Nacella deaurata*, *Gaimardia trapesina*, *Crepidula dilatata* y *Trochita pileus*) no fueron atacadas durante la realización del experimento.

Las observaciones de los individuos de *T. geversianus* alimentándose en relación con el tiempo de manipulación de las presas fue mayor entre los 6 a 10 días de haber comenzado con el experimento, asimismo entre los 15 a 20 días el porcentaje de individuos alimentándose disminuyó (Fig. 3).

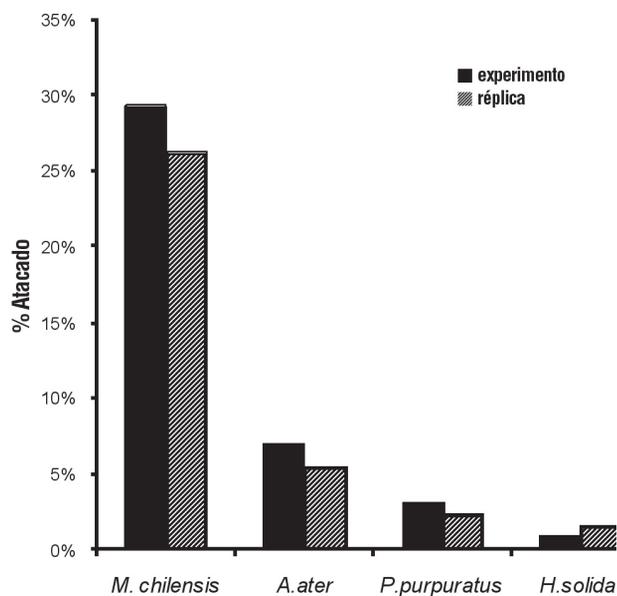


Fig.2 Especies de presa atacadas por *T. geversianus*. Los valores muestran el porcentaje de ataque sobre cuatro especies seleccionadas por *T. geversianus*. Las frecuencias de los ataques se muestran en relación a las cantidades ofrecidas con una proporción 5:5:2:1.

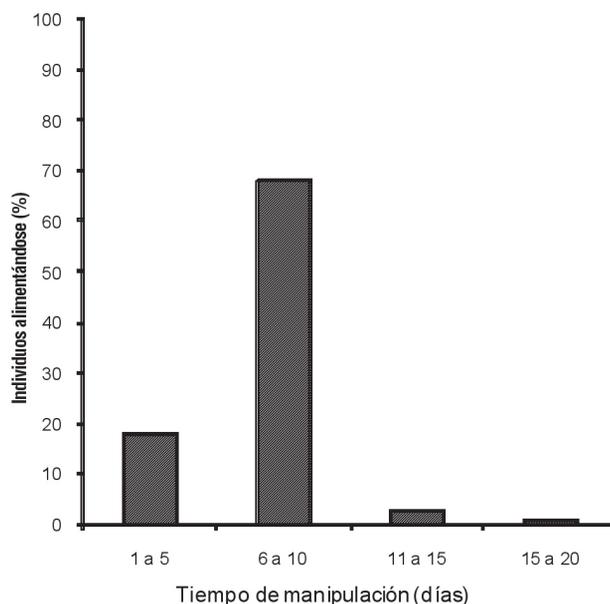


Fig.3 Porcentaje de individuos de *T. geversianus* alimentándose respecto del tiempo de manipulación de sus presas transcurrido desde el inicio de la interacción y perforación de la presa hasta su abandono.

## b) Experimento de selección por tamaño de presa

Los resultados que relacionan las clases arbitrarias de tamaño de *T. geversianus* y los tamaños de los individuos de *M. chilensis* consumidos se representan en la Fig. 4. Se encontró que, en promedio, los ejemplares de *T. geversianus* consumen preferentemente individuos de *M. chilensis* en relación con su tamaño corporal. Se estimó una

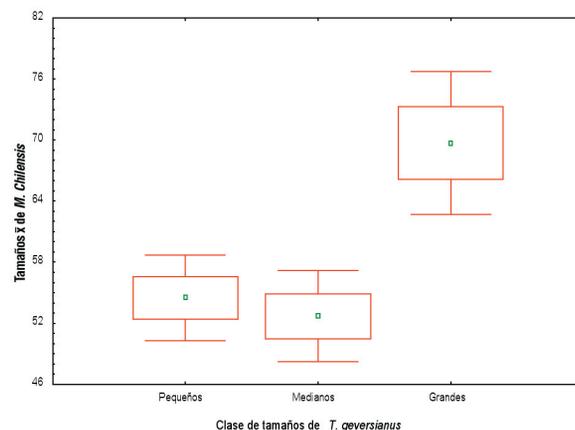


Fig. 4. Tamaños promedio de los ejemplares consumidos de *M. chilensis* por *T. geversianus*.

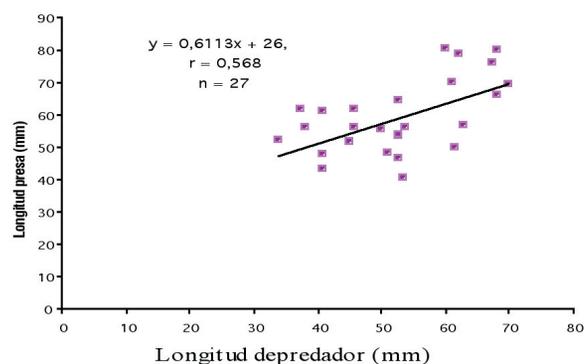


Fig. 5. Relación entre el tamaño de *T. geversianus* y las tallas consumidas de *M. chilensis*

relación significativa ( $P = 0,002$ ;  $n = 27$ ) entre los tamaños corporales de *T. geversianus* y los tamaños corporales de *M. chilensis* consumidos (Fig. 5).

#### c) Éxito/Fracaso de la Depredación

Los resultados obtenidos mostraron que la depredación por parte de *T. geversianus* varió entre “muy exitosa” sobre *M. chilensis* (85%) y en *H. solida* (100%); “exitosa” sobre *P. purpuratus* (71%) y sobre *A. ater* “moderadamente exitosa” (43%) (Tabla 3).

Las valvas de las presas atacadas presentaron una sola perforación, ya sea completa o incompleta.

#### d) Índice de depredación

El índice de depredación obtenido varió entre “bajo” para *A. ater*, *P. purpuratus* y *H. solida*, mientras que en el caso de *M. chilensis* resultó ser “muy elevado” (Tabla 3).

## DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos, es posible considerar a *T. geversianus* como una especie tróficamente selectiva ante la presencia de diferentes ítems alimentarios disponibles, rechazándose consecuentemente la hipótesis de trabajo planteada. En este sentido, se encontraron evidencias que, bajo condiciones de laboratorio, *T. geversianus* no presenta interacciones tróficas con al menos 12 de las especies de invertebrados marinos sugeridos como probables presas por Ríos *et al.* (2003<sup>1</sup>). En cambio, se obtuvieron evidencias de interacción trófica con *M. chilensis*, *A. ater*, *P. purpuratus* e *H. solida*, también comunes en las comunidades intermareales y submareales del estrecho de Magallanes. De éstas, *T. geversianus* presenta una significativa preferencia por individuos de *M. chilensis*.

Acerca de la amplitud de la dieta de *T. geversianus* sugerida por Ríos *et al.* (2003<sup>1</sup>), la diferencia con los resultados de este trabajo podría estar relacionada con la metodología empleada por estos autores para inferir tal condición (*i.e.* presencia de valvas perforadas). Sin embargo, no se realizó una distinción con respecto a otros gastrópodos perforadores que también son comunes en las zonas intermareales, como *Acanthina monodon*, otro gastrópodo muricido que también realiza perforaciones frecuentemente sobre algunos bivalvos (Gordillo 2001; Soto *et al.* 2004).

La selección alimentaria de *T. geversianus* por individuos de *M. chilensis* bajo condiciones de laboratorio también ha sido comentada por Gordillo *et al.* (1998) y Santana (1998). De acuerdo con observaciones realizadas en ambientes naturales por Chávez & Medina (1996<sup>2</sup>), *T. geversianus* preda preferentemente sobre *M. chilensis*, presumiblemente como respuesta a la gran abundancia del bivalvo y por el hecho de ser éste un organismos sésil, aspecto

TABLA 3. Resultado del indicador de Éxito/fracaso de la depredación y del Índice de depredación en el experimento selección de presa.

| Presas consumidas    | Éxito/fracaso de la depredación % | Índice de depredación |
|----------------------|-----------------------------------|-----------------------|
| <i>M. chilensis</i>  | 85% Muy exitosa                   | 0,72 Muy elevado      |
| <i>A. ater</i>       | 43% Moderadamente exitosa         | 0,16 Bajo             |
| <i>P. purpuratus</i> | 71% Exitosa                       | 0,18 Bajo             |
| <i>H. solida</i>     | 100% Muy exitosa                  | 0,15 Bajo             |

<sup>2</sup> Chávez, J. V. & M. Medina. 1996. Estudio demográfico del caracol *Trophon geversianus* (Pallas 1769) y estimaciones de abundancia para especies de importancia comercial en la zona norte de bahía Gente Grande, Provincia de Tierra del Fuego. Informe Servicio País -Tierra del Fuego.

que genera una menor posibilidad de escape frente a su depredador.

La selección por parte de *T. geversianus* estaría asociada al menor tiempo que emplearía en la perforación e ingestión de ejemplares de *M. chilensis* (i.e. depredador especialista y eficiente), debido principalmente al menor grosor que presenta su concha en comparación con la de otras especies de mitílidos, e.g. *A. ater*. Esta última especie también es consumida pero en cantidades significativamente menores. Con respecto a los tiempos de manipulación de las presas obtenidos en este trabajo, estos son similares a los tiempos obtenidos por Gordillo *et al.* (1998) para la misma especie. De esta manera, se presume que el tiempo de manipulación dependería totalmente del tipo de presa capturada y de la capacidad de movimiento de las presas.

Según, Gibson *et al.* (1995) el tiempo de manipulación de presas correspondería a una de las etapas en el proceso de depredación, seguido del tiempo de ingestión/asimilación de la presa. Sin embargo, para *T. geversianus*, aún falta por conocer como son las etapas relacionadas al tiempo de búsqueda, detección y captura de las presas, también conectados al proceso de depredación (Giri & Collins 2004).

El éxito de depredación obtenidos en los experimentos con un rango variable entre un 43% y un 100% entre las distintas presas (el cual va de “moderadamente exitosa” a “muy exitosa”), permiten considerar a *T. geversianus* como un depredador eficiente. Esta característica podría constituir una importante ventaja adaptativa si se considera que una perforación incompleta representa un gasto energético inútil, tal como ya ha sido considerado por Gordillo *et al.* (1998) para esta especie.

Los índices de depredación obtenidos en este estudio variaron entre “bajo” a “muy elevado” lo cual indicaría que *T. geversianus* es responsable de la mortalidad de una proporción entre “baja” (e.g. *H. solida*) a “muy elevada” (e.g. *M. chilensis*) de las poblaciones de las distintas presas atacadas. Estos resultados difieren de los obtenidos por Gordillo *et al.* (1998) para el mismo gastrópodo, quienes obtuvieron para *M. chilensis* un índice de depredación “bajo” y para *H. solida* un índice de depredación “moderado”.

De acuerdo a los resultados sobre selección por tamaño de la presa, *T. geversianus* tiene una preferencia diferencial por ciertos tamaños de presa

y a la vez estaría relacionada esta selección con su tamaño corporal, la cual según el análisis de regresión aplicado resultó ser significativa.

Este resultado coincide con otros trabajos realizados bajo condiciones de laboratorio sobre especies afines (e.g. gastrópodos murícidos) y con similares tipos de presas ofrecidas (e.g. Dye 1991; Gordillo & Amuchástegui 1998; Gutiérrez & Gallardo 1999; Hughes 1986; Hughes & Dunkin 1984; Méndez & Cancino 1990; Menge 1974; Soto *et al.* 2004). Del mismo modo, cabe señalar que esta selectividad registrada coincide con un estudio preliminar realizado por Zaixso & Bala (1995<sup>3</sup>) con poblaciones naturales de *T. geversianus*, en donde se evaluó su selectividad por una determinada talla de sus presas en un sector intermareal de Golfo Nuevo, Chubut, Argentina. Esta selectividad estaría ocasionada por una distribución espacial diferencial de las clases de talla de las presas y por el acceso diferencial por parte de los depredadores (Zaixso & Bala 1995<sup>3</sup>).

Estos resultados permiten rechazar la hipótesis que no existiría una preferencia alimentaria o selección en función del tamaño de la presa o del depredador bajo condiciones de laboratorio.

Futuras investigaciones relacionadas con la preferencia alimentaria o selección de presas tanto por especie como de tamaños de este gastrópodo deberían abordar aspectos relacionados con el efecto de las limitaciones impuestas tanto por factores físicos como biológicos presentes en su medio natural sobre las respuestas conductuales asociadas a su alimentación (Soto *et al.* 2004) y por otra parte, la gran incertidumbre sobre cuantificaciones de energía para este gastrópodo, debiera considerar aspectos como: ¿Cuánta energía obtiene *T. geversianus* al depredar sobre distintas presas o diferentes tamaños de estas?, o ¿Cuál es el gasto energético en perforar las presas?. Estas y muchas otras preguntas pueden generar hipótesis para futuros trabajos, que de a poco nos conduzcan al conocimiento del comportamiento y respuestas al medio por parte de las especies.

Finalmente, los resultados obtenidos en este estudio experimental pueden constituir antecedentes importantes para dilucidar dos aspectos que son claves para las especies. Por un lado, para optimizar y hacer más eficientes los procedimientos de cultivo en condiciones artificiales y, por otro lado, para entender los posibles efectos de una explotación indiscriminada del recurso.

<sup>3</sup> Zaixso, H. E. & L. Bala. 1995. Relaciones de tamaño en la depredación de *Trophon geversianus* sobre mitílidos. 4° Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar (Mar del Plata, Argentina). Acta de Resúmenes.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Américo Montiel (Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes) por sus valiosos comentarios al trabajo. A Don Pablo Gallardo por haber facilitado la realización de los experimentos en el Centro de Investigación para la Acuicultura de la Universidad de Magallanes, gracias a su proyecto FDI-CORFO 02CR4PT-06 (cultivo de caracol *Trophon*). Igualmente agradecemos al Dr. Oscar Chaparro (Universidad Austral de Chile, Valdivia) por sus sugerencias que contribuyeron a mejorar sustancialmente este trabajo y al Dr. Morty Ortega (University of Connecticut, EEUU) por su ayuda en la construcción del Abstract. Finalmente, expresamos nuestros agradecimientos al Sr. Jorge Ramírez (Laboratorio de Hidrobiología, Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes) por su eficiente colaboración en la mantención de los acuarios y a los evaluadores anónimos que colaboraron revisando y proponiendo mejoras a una versión previa. Este trabajo forma parte de la unidad de investigación de la primera autora, quién obtuvo el grado de Licenciada en Cs. Biológicas en Julio de 2006, en la Universidad de Magallanes.

## LITERATURA CITADA

- Benedetti-Cecchi, L. & F. Cinelli. 1997. Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general?. *Polar Biology* 18: 337-343.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In Cody M.L. & J.M Diamond (eds) *Ecology and evolution of communities*: 460-490. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organisation: the provision and utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecology Monographs* 41: 351-389.
- Dye, A. H. 1991. Feed preferences of *Nucella crassilabrum* and juvenile of *Concholepas concholepas* (Gastropoda: Muricidae) from a rocky shore in southern Chile. *Journal of Molluscan Studies* 57: 301-307.
- Gibson, R., M. Yin & L. Robb. 1995. The behavioural basis of the predator-prey size relationships between shrimp (*Crangon crangon*) and juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75: 337-349.
- Giri, F. & P. Collins. 2004. Eficiencia de captura del camarón dulceacuícola *Palaemonetes argentinus* (Nobili 1901) sobre larvas de mosquito *Culex pipiens* (Linnaeus 1758). *Hidrobiológica* 14 (2): 85-90.
- Gordillo, S. & S. Amuchástegui 1998. Estrategias de depredación del gastrópodo perforador *Trophon geversianus* (Pallas) (Muricoidea: Trophonidae). *Malacología* 39(1-2): 83-91.
- Gordillo, S. 2001. Predation signs by *Acanthina Fischer von Waldheim* (1807) (Gasteropoda: Muricidae) on *Bivalvia*. *Ameghiniana* 38(1): 55-60.
- Gutiérrez, R. M. & C. Gallardo 1999. Prey attack, food preference and growth in juveniles of the edible muricid snail, *Chorus giganteus*. *Aquaculture* 174: 69-79.
- Gutt, J., E. Helsen, W. Arntz & A. Buschmann 1999. Biodiversity and community structure of the megaepibenthos in the Magellan Region (South America). *Scientia Marina* 63: 155-170.
- Hughes, R. N. & S. Dunkin 1984. Behavioural components of prey selection by dogwhelks, *Nucella lapillus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*, in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79: 45-68.
- Hughes, R. N. 1986. *A functional biology of marine gastropods*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 245 pp.
- Jaksic, F. M. 1986. Predator – prey interactions in terrestrial and intertidal ecosystems: Are the differences real?. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 9-17.
- McQuaid, C. D. 1985. Differential effects of predation by the intertidal whelk *Nucella dubia* (Kr.) on *Littorina africana knysnaensis* (Phillipi) and the barnacle *Tetraclita serrata* Darwin. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 89: 97-107.
- Méndez, M. A. & J. Cancino 1990. Preferencias alimentarias de ejemplares postmetamórficos y juveniles de *Concholepas concholepas*. *Revista*

- de *Biología Marina* (Chile) 25: 109-120.
- Menge, B. A. 2000. Top- down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 257-289.
- Menge, B. A. & J. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Naturalist* 110: 351-369.
- Menge, J. L. 1974. Prey selection and foraging period of the predaceous rocky intertidal snail, *Acanthina punctulata*. *Oecologia* (Berlín) 17: 293 -316.
- Montiel, A., D. Gerdes & C. Ríos 2001. Distribución y abundancia del Macrobentos en una microcuenca marina submareal del estrecho de Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia, Ser. Cs. Nat.* (Chile) 29:117-133.
- Paine, R. T. 1966. Function of labial spines, composition of diet, and size of certain marine gastropods. *Veliger* 9: 17-24.
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecología* (Berlín) 15: 93-120.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49: 667-685.
- Ríos, C. & D. Gerdes. 1997. Ensamble bentónico epifaunístico de un campo intermareal de bloques y cantos en Bahía Laredo, Estrecho de Magallanes. *Anales Instituto Patagonia, Serie Cs. Nat.* (Chile) 18: 35-41.
- Ríos, C. & E. Mutschke. 1999. Community structure of intertidal boulder-cobble fields in the Strait of Magellan, Chile. *Scientia Marina* 63 (1): 193-201.
- Ríos, C., E. Mutschke & E. Morrison. 2003. Biodiversidad bentónica sublitoral en el Estrecho de Magallanes, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 38 (1): 1-12.
- Santana, M. 1998. Estudios sobre la época de desoves en la naturaleza y desarrollo intracapsular en laboratorio del caracol *Trophon geversianus* (Pallas 1769) (Gastropoda: Muricidae). *Anales Instituto Patagonia, Serie Cs. Nat.* (Chile) 26: 31-40.
- Santana, M. & J. Cañete 2001. Antecedentes biológicos para el cultivo del caracol marino *Trophon geversianus* (Pallas, 1774) (Gastropoda: Muricidae) en Magallanes. *Anales Instituto Patagonia, Serie Cs. Nat.* (Chile) 29: 105-115.
- Sokal, R. S. & F. Rohlf 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*, 3rd edn. W. Freeman. New York. 831 pp.
- Soto, R., J. Castilla & F. Bozinovic. 2004. Conducta de forrajeo del gastrópodo *Acanthina monodon* Pallas, 1774 (Gastropoda: Muricidae) en el intermareal rocoso de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 157-175.
- Tull, D. S. & K. Bohning-Gaese 1993. Patterns of drilling predation on gastropods of the family Turritellidae in the Gulf of California. *Paleobiology* 19: 476-486.
- Vermeij, G. J. 1980. Drilling predation of bivalves in Guam: some paleoecological implications. *Malacología* 19: 329-334.

