

Depredación ocasional de *Sus scrofa* L. sobre una metapoblación relictica de *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia: Mollusca) en el río Negro (NO de España)

Javier Morales*, Esther Peñín & Miguel Lizana

Departamento de Biología Animal, Universidad de Salamanca, 37007 Salamanca.

*Autor para correspondencia: mormarja@usal.es

Resumen

El jabalí *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 es un depredador ocasional de moluscos semiacuáticos o terrestres. Es la primera vez que se documenta la depredación masiva por parte de este generalista trófico de un molusco estrictamente acuático y de hábitos epibentónicos, la náyade *Margaritifera margaritifera* Linnaeus, 1758. Durante la intensa sequía de 2009 se localizó en el tramo bajo del río Negro una depredación ocasional que causó la muerte de alrededor del 40% de los efectivos de la especie en el curso bajo, y que previamente había quedado indefensa por el escaso caudal del río. La conjunción natural de estos efectos negativos ha supuesto un grave declive para la especie, que presenta en el río Negro la población más numerosa en el límite meridional de su distribución mundial. Como medida de gestión se propone la vigilancia periódica de las colonias de náyades durante la bajada del caudal en el estiaje que permita translocarlas a tiempo hacia pozas profundas antes de que queden varadas y accesibles al carroñeo de los jabalíes que acuden durante el verano a explotar recursos tróficos ligados a las riberas.

Palabras clave: Depredación, jabalí, *Margaritifera margaritifera*, población relictica, sequía

Abstract

The wild boar (*S. scrofa* L.) is a generalist feeder that occasionally predaes on semi-aquatic and terrestrial molluscs. We document for the first time the massive predation of wild boar on an aquatic epibenthic prey, the endangered freshwater mussel *M. margaritifera*. During the severe drought of 2009 an important part of the Negro mussel population was found predated by wild boar in a stretch subject to an episodic low level of water. Severe drought and boar predation caused the death of around 40% of the individuals in this metapopulation in the lower reaches of the river, which is the largest population near the southern limit of its global distribution. We propose a survey of the mussel colonies during periods of drought and the translocation of the mussels to deeper areas of the river in order to avoid this endangered mussel being accessible during the summer to the scavenging of wild boar.

Keywords: Drought, endangered pearl mussel, *Margaritifera margaritifera*, predation, wild boar.

Introducción

El jabalí es conocido por ser un generalista trófico capaz de complementar su dieta, mayoritariamente vegetariana, con multitud de pequeños animales terrestres como lombrices, babosas, caracoles, artrópodos, aves, anfibios, reptiles y pequeños mamíferos (Venero 1984, Abaigar 1993, Saénz de Buruaga 1995, Rosell 1998, Schley & Roper 2003, Baubet *et al.* 2003, 2004, Herrero *et al.* 2004, 2005); en gran medida ligados al ecotono de las riberas fluviales (Herrero *et al.* 2006). Baubet (1998) y Servanty (2007) recogen una mayor presencia ocasional de invertebrados terrestres en la dieta del jabalí en bosques franceses montanos durante la primavera, aprovechando una mayor disponibilidad en el medio tras la diapausa de aquellos.

Giménez-Anaya *et al.* (2008) encuentran una especie semiacuática de hábitos muy terrestres, el cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii* Girard, 1852), presente de forma ocasional en la dieta de jabalíes de marismas costeras mediterráneas (Herrero *et al.* 2004).

Los depredadores naturales de esta náyade incluyen un corta lista de mamíferos. Se reconoce a la rata almizclera *Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766) como el principal consumidor de estos bivalvos (Van Cleave 1940, Errington 1941, Takos 1947, Fuller 1974, Pennak 1978, Wolk 1979, Hanson *et al.* 1989, Convey *et al.* 1989, Neves & Odom 1989, Tyrrell & Hornbach 1989, Lacki *et al.* 1990, Jokela & Mutikainen 1995, Diggins y Stewart 2000, Erickson 2001, Zahner y

Hanson 2001, COSEWIC 2006, Prié *et al.* 2007). También de forma esporádica son depredadores de estos moluscos la nutria neártica *Lutra canadensis* (Schreber, 1777) (Morejohn 1969, Towell 1974, Pennak 1978); el visón americano *Neovison vison* (Schreber, 1777) (Pennak 1978) y más raramente el mapache *Procyon lotor* Linnaeus, 1758 (Evermann & Clark 1920, Hazard 1982, COSEWIC 2006). Dyduch-Falniowska & Zajac (2004) señalan una clara implicación de las ratas almizcleras en el actual estado crítico de conservación de *M. margaritifera* en Polonia, aunque Cosgrove *et al.* (2007) concluyen que la predación no es causa significativa de mortalidad tras sondear 300 ríos en Escocia.

Otras especies omnívoras habitantes de las riberas como la rata negra *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) y la corneja *Corvus corone* Linnaeus, 1758 pueden ser consumidores ocasionales de moluscos acuáticos; en general, cuando se encuentran accesibles para ellos tras los episodios de riadas en los que son expulsados fuera del lecho del río, o bien se encuentran muertos en pozas secas durante el estiaje (Gandolfi & Parisi 1973, Berrow 1991).

La cuenca del río Negro (NO de Zamora) alberga la población numéricamente más importante de Castilla y León de la náyade *M. margaritifera*. Junto con las poblaciones portuguesas de los ríos Rabaçal y Tuela, constituyen el último reservorio de esta especie en la Cuenca del Duero (Morales *et al.* 2007); antiguamente extendida por todos los cauces salmonícolas de los principales ríos vertientes al Atlántico Norte. Además, la población del río Negro presenta como valor adicional el hecho de ser la única descrita en ecología mesetaria continental, mientras otras poblaciones se localizan en tramos fluviales bajos donde dependen de los salmones o las truchas reo como hospedadores de sus larvas.

Los 2 km más afectados por la sequía del verano de 2009 en el tramo bajo del río Negro contienen alrededor del 8-10% de esta población monitorizada desde hace una década (Morales *et al.* 2002, 2004). Dicho trabajo incluye recorridos periódicos para el rescate de adultos varados durante las sequías o arrojados a las orillas durante las riadas (Morales *et al.* 2007, Peñín & Morales, datos propios inéditos). Las sequías son señaladas por Johnson *et al.* (2001) como un importante factor de declive para muchas poblaciones de náyades.

Material y métodos

Para paliar las consecuencias de la sequía de 2009 se realizaron transectos diarios en el tramo final del río Negro a partir del 18 de agosto, con el objetivo de rescatar a lo largo de 9,5 km las náyades en peligro

de quedar varadas en seco dentro de los brazos de río que se secan y de monitorizar la época de gravidez de los adultos. Dichos recorridos preventivos por el borde del cauce incluyeron la prospección de las orillas y el recuento de ejemplares en las colonias ubicadas en los lugares más someros, mediante el sondeo subacuático con batiscopio.

Durante el verano de 2009 se produjo la mayor sequía de los últimos 55 años en la cuenca del río Negro, y en el cauce bajo se produjo de forma especial un estiaje extremo debido a la ausencia de lluvias y a la naturaleza permeable del lecho del río. A lo largo de casi 1,5 km el río dejó de fluir totalmente en superficie durante cinco días, de manera que únicamente las pozas más profundas y a la sombra de la aliseda retuvieron agua.

Resultados y discusión

Las colonias de *M. margaritifera* afectadas se ubican dentro del tramo denominado N1 (Figura 1); se reserva la localización precisa de las parcelas para mejorar la seguridad de la especie. A partir del 24 de agosto se detectó un nivel de máximo estiaje que obligó a translocar algunos ejemplares. En estas pozas aisladas se encontraban las principales colonias de la náyade en la parte más baja de esta cuenca, que según el censo realizado en 2004 albergaba alrededor del 18% de la población del Negro.

La noche del 14 al 15 de septiembre se produjo la depredación selectiva sobre las náyades por parte de jabalíes en las pozas aisladas del tramo N1 (Figura 1), encontrándose gran cantidad de náyades varadas y depredadas y sus fragmentos. Tras este hallazgo en la parte baja de la cuenca se realizaron en los siguientes días transectos de vigilancia en el resto de la cuenca que alberga colonias del bivalvo (de N2 a N4, en total unos 24 km del cauce principal; ver Figura 1) con resultados negativos en todos los demás sitios. Una pequeña subida del caudal a partir del día 19 de septiembre favoreció la interconexión de las pozas que habían quedado aisladas, tras lo que no se localizaron nuevas depredaciones.

El consumo de náyades se produjo a lo largo de 1,5 km de cauce (puntos P1 a P3; Tabla 1) tanto revolcando el lecho del río en seco para consumir animales ya muertos por el estiaje, como mediante la captura de animales vivos ocultos en las gravas de pozas someras aún con agua. En P1 la muerte por varamiento en los cauces secundarios secos de 13 náyades y el consumo por el jabalí dentro del agua de otras 89 supuso la pérdida de casi la mitad de los efectivos censados en 2004. En las otras dos parcelas los valores fueron menos relevantes (Tabla 1).

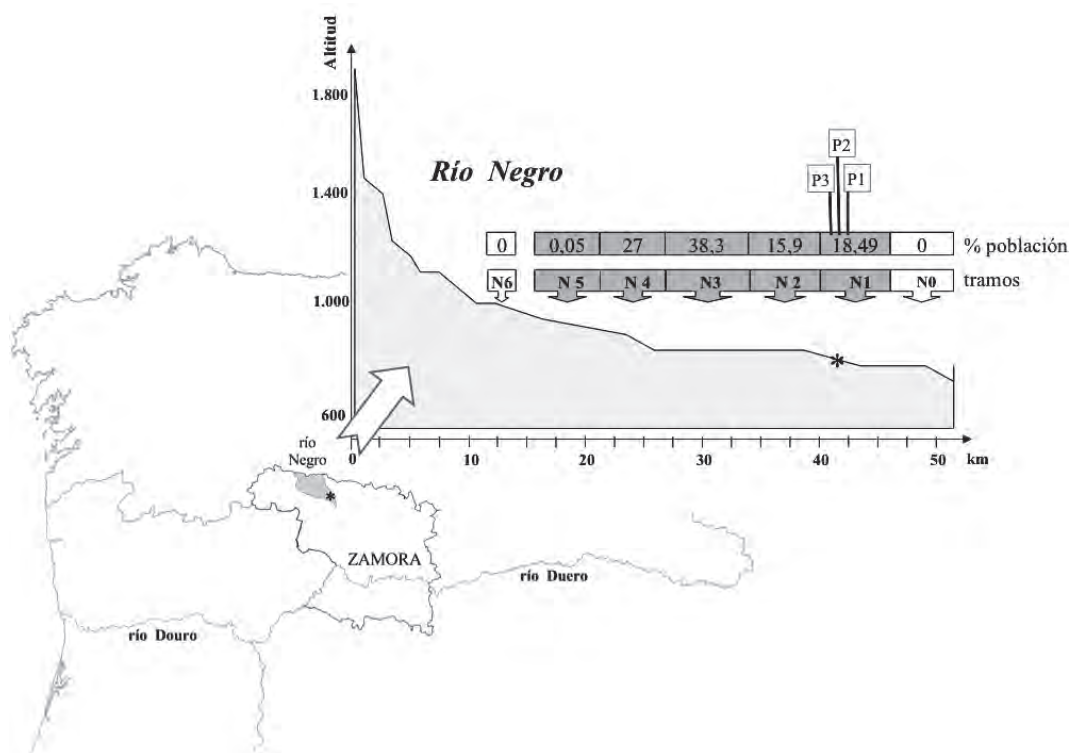


Figura 1. Localización del área de estudio, de la depredación (*) y perfil altitudinal del río Negro en el que se señalan los distintos tramos y datos del censo de náyades (Morales *et al.* 2004).

Study area, site of predation () and altitudinal profile of the river Negro. Identifies the sample stretches and the last freshwater pearl-mussel census data (see Morales et al. 2004).*

Tabla 1. Afección sobre *Margaritifera margaritifera* en el tramo bajo del río Negro (parcelas P1 a P3) debido al efecto conjunto de la sequía y la depredación del jabalí.

Pearl mussel killed on the lower reaches of the Negro river (P1 to P3 plots, see Figure 1) due to the combined effect of summer drought and the wild boar depredation.

	Muertas por sequía	Muertas por jabalí	Náyades rescatadas	Náyades muertas tras 15 días de su translocación	Impacto 2009 sequía + jabalí (%)
P1	7	85	65	0	46
P2	6	1	54	8	28
P3	0	3	---	---	---

Las conchas fueron rotas por presión en el interior de la boca y sin ningún tipo de manipulación para su consumo (Figura 2A), aunque los fondos muy someros sí fueron hozados para la extracción de ejemplares refugiados en las gravas. La mayoría de los cadáveres fueron encontrados dentro del cauce casi seco (Figura 2A), en tramos con hozaduras y huellas de jabalí. Gran parte de los animales depredados vivos apenas fueron ingeridos (Figura 2B), y algunos de los animales trasladados a otros puntos del río finalmente murieron en los 15 días siguientes (Tabla 1). No se detectaron acúmulos de conchas en las orillas, tal y como realiza su único depredador específico: la rata almizclera; que aunque no está presente en ríos de Zamora, sí lo está en otros del norte peninsular.

Todas las náyades encontradas vivas en las pozas revolcadas por el jabalí (n=56, el 46% de las censadas) del punto P1 fueron traslocadas a otros puntos del cauce alejados y fuera del rango de acción de los jabalíes. En el punto P2, como estrategia de última opción, se trasladaron los ejemplares a una poza con suficiente calado de agua para mantenerlos alejados de jabalíes y a salvo de la sequía, aunque se sabe que el traslado de ejemplares durante el verano, cuando se encuentran grávidas, produce una cierta mortandad (Morales *et al.* 2007). Después de 15 días la supervivencia de los ejemplares rescatados fue del 85% (N= 54). En la parcela P3 no se encontraron animales vivos.

La depredación ocasional de bivalvos dulceacuícolas vivos ha sido documentada para otros mamíferos

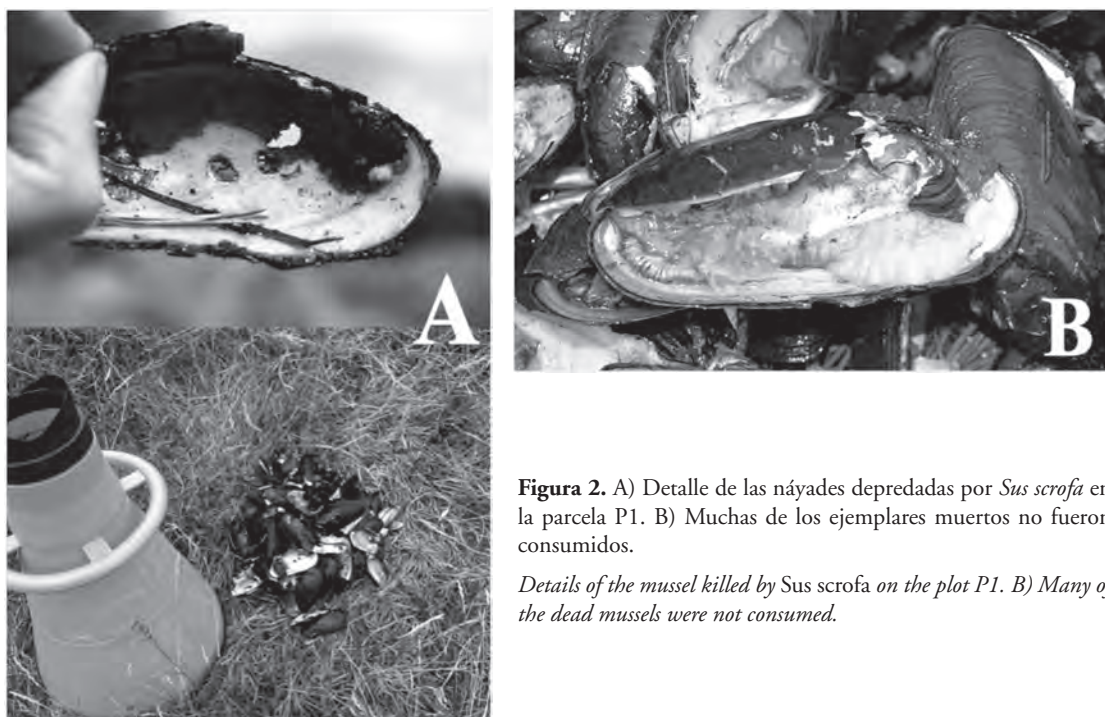


Figura 2. A) Detalle de las náyades depredadas por *Sus scrofa* en la parcela P1. B) Muchas de los ejemplares muertos no fueron consumidos.

Details of the mussel killed by Sus scrofa on the plot P1. B) Many of the dead mussels were not consumed.

generalistas tróficos, sin embargo no se han encontrado datos publicados sobre su captura por parte del jabalí. Este comportamiento de captura de estos moluscos acuáticos epibentónicos no había sido detectado durante ningún otro verano, desde el año 2001 en que se monitoriza de forma continuada la especie en Zamora. No se tienen datos de censo de jabalí en el entorno del cauce bajo del río, sin embargo se mantiene en esta zona una buena población en función del aprovechamiento cinegético local que se realiza (datos propios) y las amplias posibilidades de refugio y alimentación para los ungulados en el valle del río Negro; ya que presenta una gran cobertura vegetal con bosques maduros de robles y encinas, así como pinares de repoblación, praderas y tierras de labor ahora abandonadas debido a la despoblación rural de la comarca.

La fuerte sequía que aísla colonias en zonas someras y la subsiguiente aparición de cadáveres (de náyades y también de peces) en las orillas, podría haber desencadenado el fenómeno del consumo ocasional de náyades en el verano de 2009, al producirse atracción hacia este potencial recurso trófico no accesible en condiciones normales. El impacto de la muerte por sequía (náyades varadas en seco) resultó del 11,8%, mientras que la subsiguiente depredación en las colonias casi en seco representó el resto del impacto (97 de 110 muertas) sobre esta metapoblación.

Los ejemplares translocados, a otros lugares del río o a las pozas más profundas del mismo tramo, resultaron a salvo y fuera del alcance de los jabalíes a partir del mismo momento en que se eliminó el foco

de carroña. Schley & Roper (2003) y Herrero *et al.* (2006) encuentran que los jabalíes acuden de forma esporádica a las riberas y bancos de gravillas de grandes ríos para comer carroña de peces y capturar animales semiacuáticos, como los cangrejos de río. Y también para capturar anfibios en fase terrestre (Rosell 1998, Irizar *et al.* 2004).

El jabalí ha sido citado como agente causante del declive de algunas especies amenazadas de anfibios, galápagos, caracoles y pequeños vertebrados debido a sus hábitos predadores generalistas; fundamentalmente en zonas donde ha sido introducido (Massei & Genov 2004). Lowe *et al.* (2004) incluyen bajo estas condiciones al jabalí entre las 100 especies invasoras más dañinas. La depredación natural puede representar un efecto extremadamente negativo para poblaciones relicticas de especies muy amenazadas y formadas por unas pocas metapoblaciones que no se pueden reproducir, algo documentado en todas las poblaciones durienses de esta especie (Morales 2007). La constante monitorización de las colonias para evitar mortandades puntuales de adultos, retirándolas a tiempo hacia zonas más profundas del cauce resulta la mejor medida de conservación; en espera de la puesta en marcha de un Plan de Acción para esta especie en Castilla y León con programa de cría en cautividad (Morales *et al.* 2005).

Añadimos por lo tanto la depredación por jabalí al amplio catálogo de amenazas que sufre la especie, y que incluye la escasez de alevines de trucha, la mala calidad del agua y la sedimentación de finos sobre los lechos de arenas y gravillas que impiden su reproducción, las

sequías extremas y las avenidas extraordinarias (Geist & Auerswald 2007, Morales *et al.* 2007, Araujo 2008). Se trata de un fenómeno de momento considerado puntual, pero que necesitará en los siguientes veranos de un plan de seguimiento ante la previsión de sequías más recurrentes por las irregularidades meteorológicas derivadas del cambio climático, y que finalmente pueden hacer que los jabalíes carroñeen y/o depreden en las orillas de los cauces sobre esta náyade.

Referencias

- Abaigar T. 1993. Régimen alimentario del jabalí (*Sus scrofa*, L. 1758) en el sureste ibérico. *Doñana, Acta Vertebrata*, 20: 35-48.
- Araujo R. 2008. *Margaritifera margaritifera* Linnaeus, 1758. Pp: 246-253. En: Verdú y Galante (eds.). *Atlas de los invertebrados amenazados de España (Especies en Peligro Crítico y En Peligro)*. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. 340 pp.
- Baubet E. 1998. *Biologie du sanglier en montagne*. Thesis Doctoral. Lyon, Université Claude Bernard-Lyon. 299 pp.
- Baubet E., Ropert-Coudert Y. & Brandt S. 2003. Seasonal and annual variations in earthworm consumption by wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.). *Wildlife Research*, 30: 179-186.
- Baubet E., Bonenfant Ch. & Brandt S. 2004. Diet of the wild boar in the french Alps. *Galemys*, 16 (NE): 101-113.
- Berrow S.D. 1991. Predation by the hooded crow *Corvus corone cornix* on freshwater pearl mussels *Margaritifera margaritifera*. *Irish Naturalists Journal*, 23: 492-493.
- Convey L.E., Hanson J.M. & MacKay W.M. 1989. Size-selective predation on unionid clams by muskrats. *Journal Wildlife Management*, 53: 654-657.
- COSEWIC. 2006. *COSEWIC assessment and status report on the Rainbow mussel *Villosa iris* in Canada*. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 38 pp.
- Diggins T.P. & Stewart K.M. 2000. Evidence of Large Change in Unionid Mussel Abundance from Selective Muskrat Predation, as Inferred by Shell Remains Left on Shore. *International Review of Hydrobiology*, 85 (4): 505-520.
- Dyduch-Falniowska A. & Zajac K. 2004. *Margaritifera margaritifera* in Polish Red Data Book. Institute of Nature Conservation PAS Kraków.
- Erickson M.J. 2001. Influences of muskrat predation on population structure of *Margaritifera margaritifera* at stream sites in St. Lawrence County, New York. *Proceedings of the North Dakota Academy of Science*.
- Errington P.L. 1941. Versatility in feeding and population maintenance of the muskrat. *Journal Wildlife Management*, 5: 68-89.
- Fuller S.L.H. 1974. Clams and Mussels (Mollusca: Bivalvia). In C.W. Hart, Jr., and S.L.H. Fuller (Eds.). *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. Academic Press, New York, New York, U.S.A. Pp. 215-273.
- Gandolfi G. & Parisi V. 1973. Ethological aspects of predation by rats, *Rattus norvegicus* (Berkenhout), on bivalves *Unio pictorum* L. and *Cerastoderma lamarcki* (Reeve). *Bollettino di Zoologia*, 40: 69-74.
- Geist J. & Auerswald K. 2007. Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). *Freshwater Biology*, 52: 2299-2316.
- Giménez-Anaya A., Herrero J., Rosell C., Couto S. & García-Serrano A. 2008. Food habits of wild boars (*Sus scrofa*) in a Mediterranean coastal wetland. *Wetlands*, 28 (1): 197-203.
- Hanson J.M., Mackay W.C. & Prepas E.E. 1989. Effect of size selective predation by muskrats (*Ondatra zibethicus*) on a population of unionid clams (*Anodonta grandis simpsoniana*). *Journal Animal Ecology*, 58: 15-28.
- Herrero J., Couto S., Rosell C. & Arias P. 2004. Preliminary data on the diet of wild boar living in a Mediterranean coastal wetland. *Galemys*, 16 (NE): 115-123.
- Herrero J., Irizar I., Laskurain N.A. García-Serrano A. & García-González R. 2005. Fruits and roots: Wild boar foods during the cold season in the southwestern Pyrenees. *Italian Journal of Zoology*, 72: 1, 49-52.
- Herrero J., García-Serrano A., Couto S., Ortuño V. & García-González R. 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *European Journal Wildlife Research*, 52: 245-250.
- Irizar I., Laskurain N.A. & Herrero J. 2004. Wild boar frugivory in the Atlantic Basque country. *Galemys*, 16 (NE): 125-133.
- Jokela J. & Mutikainen P. 1995. Effect of size-dependant muskrat (*Ondatra zibethica*) predation on the spatial distribution of a freshwater clam, *Anodonta piscinalis* Nilsson (Unionidae, Bivalvia). *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1085-1094.
- Johnson P.M., Liner A.E., Golladay S.W. & Michener W.K. 2001. *Effects of drought on freshwater mussels and instream habitat in Coastal Plain tributaries of the Flint River, southwest Georgia (July-October, 2000)*. Final Report Presented to The Nature Conservancy Apalachicola River and Bay Project.
- Lacki M.J., Peneston W.T., Adams K.B., Vogt F.D. & Houppert J.C. 1990. Summer foraging patterns and diet selection of muskrats inhabiting a fen wetland. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1163-1167.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S. & De Poorter M. 2004. *100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database*. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the IUCN, 12pp.
- Massei G. & Genov P.V. 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys*, 16 (NE): 135-145.
- Morales J.J. (coord.) 2007. Apuntes al estado de conservación de las poblaciones ibéricas de *Margaritifera margaritifera* Linnaeus, 1758 (Bivalvia, Unionoida). *Infonayade*, 7: 34-40.
- Morales J.J., Araujo R. & Santos P. (coords.) 2005. *Plan de Acción de Margaritifera margaritifera en Castilla y León*.

- Informe Inédito. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León. 59 pp + 6 planos.
- Morales J.J., Lizana M. & Negro A.I. 2002. *Análisis de acciones que implican la alteración del hábitat de Margaritifera margaritifera L. en el LIC Riberas del río Tera y Afluentes (ES4190067)*. Informe Inédito. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Castilla y León. 164 pp.
- Morales J.J., Negro A.I., Lizana M., Martínez A. & Palacios J. 2004. Preliminary study of the endangered populations of pearl mussel *Margaritifera margaritifera* L. in the river Tera (Northwest Spain): habitat analysis and management considerations. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 14: 587-596.
- Morales J.J., Santos P., Peñín E. & Palacios J. 2007. Incidencia negativa de los incendios sobre una población de la náyade *Margaritifera margaritifera* L. (Bivalvia; Unionoidea) en el río Negro (Zamora). *Ecología*, 21: 91-106.
- Morejohn G.V. 1969. Evidence of river otter feeding on freshwater mussels and range extension. *California Fish and Game*, 55: 83-85.
- Neves R. & Odom M.C. 1989. Muskrat Predation on Endangered Freshwater Mussels in Virginia. *Journal Wildlife Management*, 53 (4): 934-941.
- Pennak R.W. 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*. 2nd Ed. John Wiley & Sons, New York.
- Prié V., Philippe L. & Cochet G. 2007. Evaluation de l'impact d'un projet de canal sur les naïades de l'Oise (France) et découverte de valves récentes de *Margaritifera auricularia* (Spengler, 1793) (Bivalvia: Margaritiferidae). *MalaCo*, 4: 176-183.
- Rosell C. 1998. Biología i ecologia del senglar (*Sus scrofa* L., 1758) a dues poblacions del nordeste ibèric. Aplicació a la gestió. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona. 269 pp.
- Sáenz de Buruaga M. 1995. Alimentación del jabalí (*Sus scrofa castilianus*) en el Norte de España. *Ecología*, 9: 367-386.
- Schley L. & Roper T.J. 2003. Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Review*, 33 (1): 43-56.
- Servanty S. 2007. *Dynamique d'une population chassée de sangliers (Sus scrofa scrofa) en milieu forestier*. These Diplome de Doctorat. Université Claude Bernard-Lyon 1. 257 pp.
- Takos M.J. 1947. A semi-quantitative study of muskrat food habits. *Journal Wildlife Management*, 11: 331-339.
- Towell D.E. 1974. Winter food habits of river otters in western Oregon. *Journal Wildlife Management*, 38: 107-111.
- Van Cleave H.J. 1940. Ten years of observation on a freshwater mussel population. *Ecology*, 21: 363-370.
- Venero J.L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana, España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11 (3): 1-130.
- Wolk K. 1979. Malze (Bivalvia) pożywieniem pizmaka (*Ondatra zibethica* L.) Puszczy Augustowskiej na jeziorze Wigry. *Przegląd Zoologiczny*, 23: 248-250.
- Zahner E. & Hanson J.M. 2001. Effect of muskrat predation on Naiads. En: Bauer, G. y Wächtler, K. (eds.). *Ecology and Evolution of the freshwater mussels Unionoidea*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. Ecological Studies, 145: 163-184.