

Abundancia de moluscos en mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso en la costa suroriental de Cuba

Abundance of mollusks in macroalgal mantles of the intertidal rocky shore of the southeastern coast of Cuba

Abdiel Jover-Capote* & Yander L. Diez

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Oriente,
Patricio Lumumba s/n, Santiago de Cuba, Cuba. CP: 90 500.

*Autor corresponsal, e-mail: ajover@uo.edu.cu

Resumen

La abundancia de los moluscos del mesolitoral rocoso presenta variaciones espaciales y temporales determinadas por la interacción de factores climáticos y biológicos. En la costa suroriental de Cuba no existe evidencia de la influencia de la cobertura de las macroalgas y las variables meteorológicas sobre la abundancia de los ensambles de moluscos del mesolitoral. En el presente trabajo se caracteriza la dinámica espacial y temporal de la riqueza y abundancia de la malacofauna asociada a algas del mesolitoral rocoso. El muestreo se realizó bimestral, de marzo de 2013 a febrero de 2014, en cuatro localidades. La unidad de muestreo fue una cuadrícula de metal de 25 cm de lado con 10 repeticiones. Se recolectaron 3.154 individuos pertenecientes a 36 especies. Los taxones *Echinolittorina meleagris*, *Hormomya exustus*, *Cittarium pica*, *Fissurella rosea* y *Fissurella barbadensis* representaron el 77% de la abundancia total. El patrón de distribución de la abundancia fue poco equitativo, caracterizadas por taxones dominantes y raros. La interacción de la cobertura de macroalgas y las variables meteorológicas modifican la variación de la abundancia de los moluscos.

Palabras clave: curvas de rango-abundancia, dominancia, ubicación jerárquica, variables meteorológicas, cobertura de macroalgas.

Abstract

The abundance of the intertidal rocky shore mollusks shows spatial and temporal variations determined by the interaction of climatic and biological factors. On the southeastern coast of Cuba, there is no evidence of the influence of macroalgal coverage and meteorological variables on the abundance of molluscan assemblages of the intertidal rocky shore. In the present work the spatial and temporal dynamics of the richness and abundance of the molluscan assemblages associated to algae of the intertidal rocky shore are characterized. Sampling was performed bimonthly in four localities, from March 2013 to February 2014. The sampling unit was a 25 cm side metal grid with 10 replicates. We collected 3154 individuals belonging to 36 species. The taxa *Echinolittorina meleagris*, *Hormomya exustus*, *Cittarium pica*, *Fissurella rosea* and *Fissurella barbadensis* represented the 77% of the total abundance. The pattern of distribution of abundance was inequitable, characterized by dominant and rare taxa. The interaction of the macroalgae cover and the meteorological variables modifies the variation of the abundance of the mollusks.

Key words: Range-abundance curves, dominance, hierarchical location, meteorological variables, macroalgal coverage.

Introducción

Los mantos de macroalgas contribuyen a la elevada biodiversidad faunística que se desarrolla en las costas rocosas (Thrush *et al.*, 2011). Las mismas constituyen moderadores ante las características físicas que constituyen factores ambientales estresantes (elevada temperatura, fuerte oleaje, desecación) y protección frente a depredadores (Viejo, 1999). Además, los animales son atraídos por el valor nutritivo de las algas y por proporcionar un microhábitat favorable para una variada flora y fauna (Norderhaug *et al.*, 2007). Los sustratos constituidos por organismos vivos, como las algas, son dinámicos y presentan variaciones espaciales y temporales. Estas fluctuaciones pueden ser consecuencia de factores biológicos como la depredación, competencia y reclutamiento y físicos tales como la intensidad de la luz, disponibilidad de nutrientes, hidrodinámica y estructura del hábitat (Chemello & Millazo, 2002).

La fauna típica del mesolitoral rocoso está constituida por diversos grupos taxonómicos que pueden sobrevivir a las condiciones de este ambiente. Los grupos más estudiados por su importancia ecológica y económica han sido moluscos, crustáceos, equinodermos y peces. Los gasterópodos de las familias Littorinidae, Neritidae, Trochidae, Muricidae, bivalvos perforadores (Mytilidae, Pholadidae) y poliplacóforos son de los grupos más abundantes (Sevilla *et al.*, 2003; Fernández & Jiménez, 2006; Quirós-Rodríguez & Hernando-Campos, 2013).

En la última década los estudios relacionados con la riqueza y abundancia de la malacofauna de las costas rocosas han recobrado relevancia en ecosistemas tropicales. Contribuciones importantes han sido realizadas para Venezuela (Jiménez *et al.*, 2004; Fernández *et al.*, 2014; Capelo *et al.*, 2014), Colombia (Quirós-Rodríguez & Hernando-Campos, 2013; Londoño-Cruz *et al.*, 2014) y México (Flores-Garza *et al.*, 2011; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012) mientras que en Cuba los principales trabajos solo abordan aspectos relacionados con la taxonomía y/o composición (Lalana *et al.*, 1989; Areces *et al.*, 1992; Olivera & Guimaraes, 2012; Jover *et al.* 2014).

La riqueza de moluscos marinos reportada para Cuba comprende un total de 1545 especies (1123 gasterópodos, 320 bivalvos, 39 escafópodos, 36 cefalópodos, 26 poliplacóforos y un aplacóforo). La gran mayoría de las cuales (75,2%) se distribuyen por las zonas nerítica y litoral mientras que para la zona circalitoral y el sistema afital o

profundo se registra el 20,7% y el 3,8% tienen hábitos de vida pelágicos (Espinosa *et al.* 1994).

Los moluscos del meso y supralitoral rocoso cubano, incluyendo las charcas de marea, considera 117 especies (91 gasterópodos, 15 bivalvos, 10 poliplacóforos y un cefalópodo (Quirós, 1998). Los gasterópodos constituyen el grupo dominante, ya que presentan adaptaciones para adherirse a sustratos duros y soportar el oleaje (Mille-Pegaza *et al.*, 1994; Fernández & Jiménez, 2006, 2007). Para el litoral del municipio Santiago de Cuba se han consignado 39 especies: cuatro poliplacóforos, 30 gasterópodos y cinco bivalvos (Diez & Jover, 2013; Jover *et al.*, 2014) mientras que en el mesolitoral rocoso del sector bahía de Puerto Padre-bahía de Nipe, en la costa nororiental de Cuba, se han recolectado 26 especies: dos poliplacóforos, 22 gasterópodos y dos bivalvos (Diez & Jover, 2012).

Un aumento en la complejidad del hábitat se traduce en un aumento de la diversidad y/o abundancia de la fauna asociada en sistemas fitales (Sueiro *et al.*, 2011). La composición y estructura de la malacocenosis en este tipo de hábitat depende de la cobertura de las macroalgas (García-Ríos *et al.*, 2008, Quirós-Rodríguez & Hermamdo-Campos, 2013). Sin embargo, la combinación entre la complejidad del hábitat y la dinámica de las variables climáticas explican y predicen los patrones de composición y abundancia para estos animales (Thrush *et al.*, 2011). Es de esperar que la complejidad del hábitat (cobertura de macroalgas) aminore el efecto de las condiciones climáticas que presenta la costa suroriental de Cuba (Lecha *et al.*, 1994). En el presente trabajo se caracteriza la variación espacial y temporal de la abundancia de los moluscos asociados a los mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso y la relación de estas variables con la temperatura, humedad relativa, precipitaciones y días con precipitaciones en cuatro localidades de la costa suroriental de Cuba.

Materiales y métodos

Área de estudio

Las localidades de estudio se encuentran ubicadas en la costa suroriental de Cuba, en el sector limitado por los poblados de Siboney (Este) y Mar Verde (Oeste) (Areces, 2002). Esta zona litoral se caracteriza por la presencia de una costa rocosa

cárstica, dominada por lechos de lapies. La misma está sometida al fuerte oleaje, vientos y elevadas temperaturas durante todo el año (Jover *et al.*, 2012, 2014). Se delimitaron cuatro localidades de muestreo que fueran características del área de estudio: (1) Siboney (19°57'32" N; 75°42'15" O), (2) Aguadores (19°57'51.5" N; 75°49'47.2" O), (3) La Socapa (19°57'53.02" N; 75°56'26.45" O) y (4) Mar Verde (19°57'32.72" N; 75°57'23.34" O).

Método de muestreo

Los muestreos se realizaron entre marzo/2013 y febrero/2014, con una frecuencia bimestral. Se realizaron 22 muestreos en total ya que en diciembre no se muestrearon las localidades Siboney y La Socapa debido a condiciones meteorológicas inapropiadas. El período muestreado se considera adecuado para determinar las variaciones temporales en la estructura de las comunidades de moluscos marinos (Olabbarría *et al.*, 2001). La unidad de muestreo (UM) empleada fue una cuadrícula metálica de 625 cm², con cinco repeticiones por localidad, separadas por 5 m una de otra (Jover *et al.*, 2014). En cada UM se identificaron *in situ*, siempre que fue posible, las especies de moluscos mientras que las que no, se recolectaron para su identificación en el laboratorio. Además, se evaluó la cobertura total de las algas según los criterios de Quirós-Rodríguez *et al.* (2010). La estimación de la cobertura se realizó de manera visual siguiendo una escala de recubrimiento de intervalos de 5% (Veiga, 1999). Los datos de las variables climáticas (temperatura, humedad relativa, precipitaciones y días con precipitaciones) fueron proporcionados por el Centro Provincial de Meteorología de Santiago de Cuba. Para la determinación de las especies se utilizó la bibliografía especializada (Warmke & Abbott, 1961; Abbott, 1974; de Jong & Coomans, 1988; Espinosa *et al.*, 2006; 2007; 2012). La legitimación de los nombres de los grupos taxonómicos se realizó según el Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS, 2017).

Análisis de los datos

Se determinó el número de individuos totales para cada localidad y mes de muestreo. La abundancia se analizó como abundancia relativa, dada por el número de individuos de cada especie colectada entre el número total de individuos del ensamble (Krebs, 1999). Además, se analizó la distribución de la abundancia en cada ensamble de

moluscos mediante las curvas de rango-abundancia, con ejes expresados en escala logarítmica (Whittaker, 1965).

El grado de aparición de las especies (ubicación jerárquica) dentro de la comunidad, se determinó usando el método de correlación de Olmstead-Tukey, representado mediante gráficas de cuadrantes (Sokal & Rohlf, 2012) teniendo como base el cálculo de dos estimadores, uno de la abundancia relativa de todas las especies, expresada en log (X+1) y el otro, el porcentaje del número de muestras en que todas las especies están presentes (frecuencia de aparición). Esta ubicación jerárquica ha sido empleada para estudios con moluscos (Galeana-Rebolledo *et al.*, 2012; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012). El análisis se realizó en el programa Matlab® (Hunt *et al.*, 2014). Las especies se clasificaron en: (1) Dominante: aquella cuya abundancia y frecuencia relativa es superior a los valores promedios de la abundancia y la frecuencia, (2) Constante: cuya abundancia relativa es inferior a su promedio, pero la frecuencia relativa es superior al promedio de ésta, (3) Ocasional: aquella con abundancia relativa superior al promedio, pero con frecuencia relativa inferior a su promedio y (4) Poco usual: aquella cuya abundancia y frecuencia relativas son menores que los promedios de ambos parámetros.

Para determinar las diferencias espaciales (localidades) y temporales (época climática y meses) del número total de individuos de los moluscos se realizó un PERMANOVA de dos vías sobre una matriz de similitud de Bray-Curtis (Anderson, 2001). El criterio de selección de las épocas climáticas fue de lluviosa y poco lluviosa según Jover *et al.* (2014). La significación estadística de cada escala fue detectada con el empleo de 999999 permutaciones ($p < 0,05$). El mismo se realizó con el programa estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

La relación de la riqueza de especies y el número total de individuos de los ensambles de moluscos con la cobertura total de macroalgas y las variables climáticas (temperatura máxima, mínima y media, humedad relativa máxima, mínima y media, precipitaciones y días con lluvia) fue evaluada usando regresiones múltiples. Las variables climáticas y la cobertura total de algas fueron las variables independientes y los valores de riqueza y número de individuos fueron las dependientes. Se utilizó el método de regresión paso a paso, con selección hacia atrás, eliminando las variables regresoras con poco efecto sobre la variable dependiente. La regresión múltiple se realizó usando el programa Statistica v.8 (Hill *et al.*, 2006).

Resultados

Abundancia

Durante el estudio de los ensambles de moluscos del mesolitoral rocoso en el municipio Santiago de Cuba se recolectaron 3154 individuos. Las especies *Echinolittorina meleagris* (1 608), *Hormomya exustus* (476), *Cittarium pica* (122),

Fissurella rosea (120) y *F. barbadensis* (103) (Tabla 1) representaron el 77% del total de individuos consignados en los muestreos. Además, 17 especies presentaron valores inferiores a 10 individuos.

Tabla 1. Distribución de la riqueza específica y número de individuos de las especies de moluscos asociados a los mantos de macroalgas en el mesolitoral rocoso durante la época lluviosa (LI) y poco lluviosa (PLI).

Table 1. Distribution of specific richness and number of individuals of mollusc species associated with the macroalgae mantles the rocky mesolittoral of the municipality of Santiago de Cuba.

CLASE / Especies	Localidades de muestreo							
	Siboney		Aguadores		La Socapa		Mar Verde	
	LI	PLI	LI	PLI	LI	PLI	LI	PLI
POLYPLACOPHORA								
<i>Acanthopleura granulata</i> (Gmelin, 1791)	12	23			15	7	13	2
<i>Chiton marmoratus</i> Gmelin, 1791	2	1	2	2	7	1	15	11
<i>Chiton squamosus</i> Linné, 1764	9	4					7	
<i>Ceratozona squalida</i> (C. B. Adams, 1845)				1	5			
<i>Acanthochitona astrigera</i> (Reeve, 1847)			4	2	1		2	
GASTROPODA								
<i>Lottia albicosta</i> (C. B. Adams, 1845)	1		1	1			2	
<i>Lottia antillarum</i> G. B. Sowerby I, 1834				1	19			
<i>Lottia leucopleura</i> (Gmelin, 1791)	8				1		1	
<i>Diodora listeri</i> (d'Orbigny, 1847)				1				
<i>Lucapinella limatula</i> (Reeve, 1850)				1				
<i>Fissurella barbadensis</i> (Gmelin, 1791)	4		1	17	5		16	6
<i>Fissurella nodosa</i> (Born, 1778)	26	3		1			11	6
<i>Fissurella rosea</i> (Gmelin, 1791)			58	18	37	1		6
<i>Cittarium pica</i> (Linnaeus, 1758)	47	18	12	6	3	3	24	9
<i>Tegula hotessieriana</i> (d'Orbigny, 1842)			1					
<i>Lithopoma caelatum</i> (Gmelin, 1791)			1					
<i>Eulithidium adamsi</i> (Philippi, 1853)	7		3				27	3
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791			6	7	1			1
<i>Bittium varium</i> (Pfeiffer, 1840)			1				18	
<i>Angiola lineata</i> (da Costa, 1778)							6	
<i>Echinolittorina angustior</i> (Mörch, 1876)						1		
<i>Echinolittorina ziczac</i> (Gmelin, 1791)					2			
<i>Echinolittorina meleagris</i> (Potiez & Michaud, 1838)	23		58	43	42	87	934	61
<i>Petalocochus erectus</i> (Dall, 1888)				11	7	9	18	12
<i>Seila adamsii</i> (H. C. Lea, 1845)						1		

Tabla 1. (Continuación).

CLASE / Especies	Localidades de muestreo							
	Siboney		Aguadores		La Socapa		Mar Verde	
	LI	PLI	LI	PLI	LI	PLI	LI	PLI
<i>Rhombinella laevigata</i> (Linnaeus, 1758)			2					
<i>Costoanachis sparsa</i> (Reeve, 1859)				1				
<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)				2	5			
<i>Decipifus sixaolus</i> Olsson & McGinty, 1958	2		22	23	7	2	5	1
<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)	7		5	1	1			
<i>Vexillum puella</i> (Reeve, 1845)				4				
<i>Morula nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)			4	3				1
<i>Plicopurpura patula</i> (Linnaeus, 1758)	11	9	2	3	4	3	5	7
<i>Stramonita rustica</i> (Lamarck, 1822)			6	8	1			2
<i>Vasula deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	1			5				
BIVALVIA								
<i>Hormomya exustus</i> (Linnaeus, 1758)	1		218	51	187	12	7	
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin, 1791)					14			
<i>Isognomon bicolor</i> (C. B. Adams, 1845)		8	18	11	9	2	4	1

El número total de individuos no mostró diferencias significativas entre las localidades de muestreo (PERMANOVA, $F=0,37638$; $p= 0,317$). Sin embargo, se observa un gradiente que va desde 246 individuos (7,8%) para Siboney a Mar Verde con 1271 (40,3%) (Tabla 2). En Aguadores se identificaron 667 y en La Socapa 970 para un 21,1% y 30,8% respectivamente. Sin embargo, se encontró diferencias significativas entre los meses

(PERMANOVA, $F=0,4942$; $p= 0,019$) y épocas de muestreo (PERMANOVA, $F=1,0477$; $p= 0,011$). Los mayores valores se consignan en los meses correspondientes a la época lluviosa, junio (452), agosto (1236) y octubre (882). Los valores más bajos correspondieron para los meses de la época poca lluviosa, abril (133), diciembre (179) y febrero (272) (Tabla 2).

Tabla 2. Distribución del número total de individuos de moluscos asociados a mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso del municipio Santiago de Cuba.

Table 2. Distribution of the total number of mollusc individuals associated with macroalgae mantles of the rocky mesolithic area of the municipality of Santiago de Cuba.

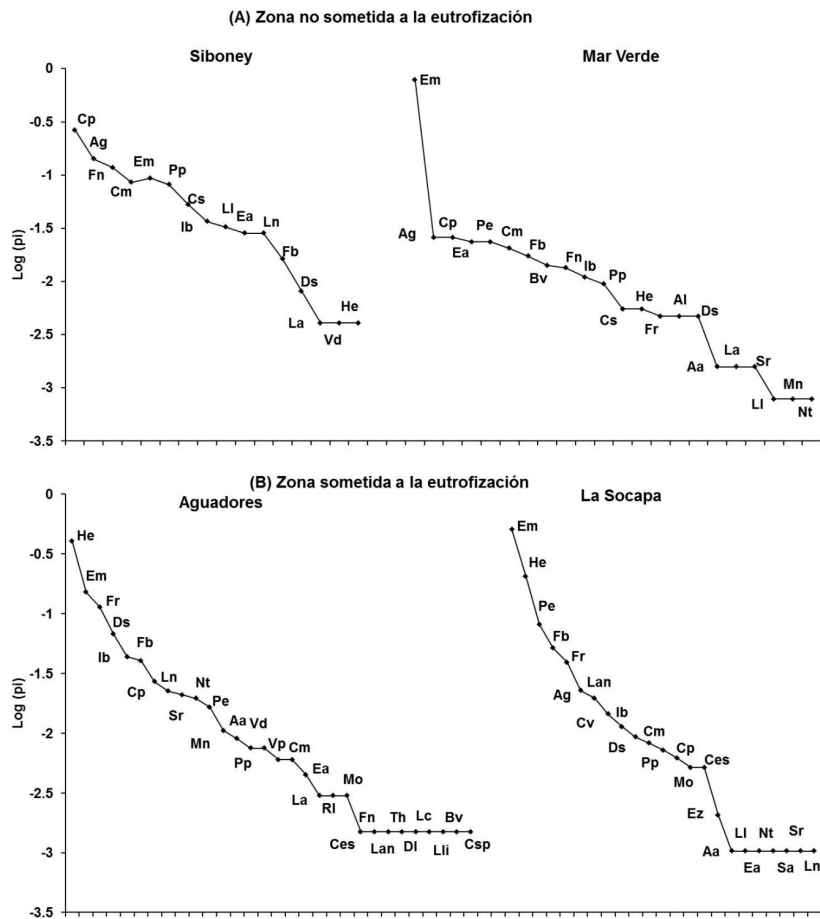
Localidades	Meses de muestreo						TOTAL
	abril	junio	agosto	octubre	diciembre	febrero	
Siboney	33	27	99	54	-	33	246
Aguadores	26	24	227	183	103	104	667
La Socapa	34	359	340	142	-	95	970
Mar Verde	40	42	570	503	76	40	1271
TOTAL	133	452	1236	882	179	272	3154

Las curvas de rango-abundancia representaron una distribución de abundancia poco equitativa en tres de las cuatro localidades muestreadas (Fig. 1). La localidad con distribución más equitativa fue Siboney, ya que presentó una curva con pendiente negativa menos pronunciada para las especies dominantes. Las especies más abundantes fueron *Cittarium pica* (65),

Acanthopleura granulata (35) y *F. nodosa* (29), aportando el 52% de la abundancia total (Fig. 1A). Luego se ubican 10 especies de abundancia intermedia con registros entre dos y 21 individuos. En el extremo inferior tres especies con un solo registro (*Lottia albicosta*, *H. exustus* y *Vascula deltoidea*) fueron raras (Fig. 3A).

Figura 1. Curvas de rango-abundancia para ensambles de moluscos asociados a mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso en cuatro localidades del municipio Santiago de Cuba. Dónde: Ag- *Acanthopleura granulata*, Cm- *Chiton marmoratus*, Cs- *C. squamosus*, Ces- *Ceratozona squalida*, Aa- *Acanthochitona astrigera*, La- *Lottia albicosta*, Lan- *L. antillarum*, Ll- *L. leucopleura*, Dl- *Diodora listeri*, Fb- *Fissurella barbadensis*, Fn- *F. nodosa*, Fr- *F. rosea*, Lli- *Lucapinella limatula*, Cp- *Cittarium pica*, Th- *Tegula hottesieriana*, Lc- *Lithopoma caelatum*, Ea- *Eulithidium adamsi*, Nt- *Nerita tessellata*, Bv- *Bittolum varium*, Al- *Angiola lineata*, Ea- *Echinolittorina angustior*, Ez- *E. ziczac*, Em- *E. meleagris*, Pe- *Petalochonchus erectus*, Sa- *Seila adamsi*, Rl- *Rhombinella laevigata*, Csp- *Costoanachis sparsa*, Mo- *Mitrella cellata*, Ds- *Decipifus sixaolus*, Ln- *Leucozonia nassa*, Vp- *Vexillum puella*, Mn- *Morula nodulosa*, Pp- *Plicopurpura patula*, Sr- *Stramonita rustica*, Vd- *Vascula deltoidea*, He- *Hormomya exustus*, Cv- *Crassostrea virginica* y lb- *Isognomon bicolor*.

Figure 1. Range-abundance curves for mollusc assemblages associated with mantles of rocky mesolithic macroalgae in four localities of the municipality of Santiago de Cuba.



En las otras tres localidades el patrón de distribución de abundancia observado fue poco equitativo (Fig. 1). El mayor grado de dominancia se encontró en Mar Verde, donde *E. meleagris*, con 995 individuos, representó el 78% de individuos

del ensamble. Además, es la localidad que posee mayor riqueza de especies de abundancia media (18), estas poseen registros entre dos y 33 individuos. Las especies raras fueron *L. leucopleura*, *Morula nodulosa* y *Nerita tessellata*.

En el análisis de la distribución de abundancia relativa por períodos de muestreo, las curvas de rango-abundancia representaron poca equidad entre temporadas (Fig. 2). *Echinolittorina meleagris* ocupó el extremo superior de las curvas en los seis muestreos, solo en junio ocupó el segundo lugar en la curva. En la época lluviosa esta especie aportó el 29% (junio), 33% (agosto) y el 35% (octubre) de la abundancia total mientras que

en la poco lluviosa contribuyó en un 56% en abril y 55% en diciembre y febrero. Le siguen como especies dominantes *H. exustus* en cuatro meses (menos en abril y junio), seguida de *A. granulata* en abril. *Hormomya exustus* representó el 19% (agosto) y 15% (octubre) de la época lluviosa mientras en la poco lluviosa significó el 12% en diciembre y febrero de la abundancia total. Por su parte en abril *A. granulata* aportó el 22% (Fig. 2).

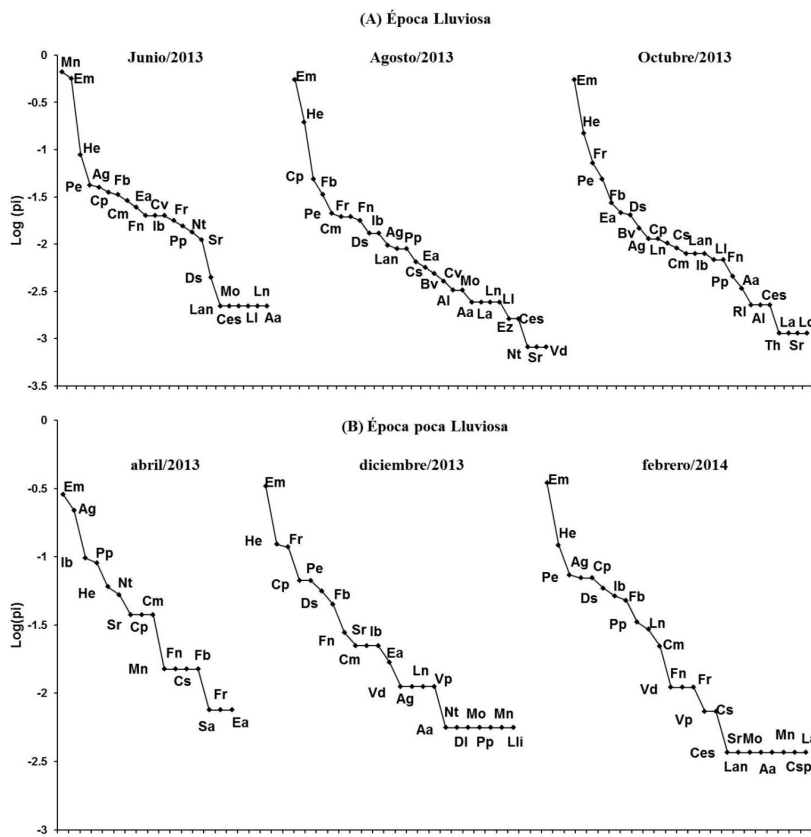


Figura 2. Curvas de rango-abundancia por meses de muestreos, para ensambles de moluscos asociados a mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso en cuatro localidades del municipio Santiago de Cuba. Dónde: Ag- *Acanthopleura granulata*, Cm- *Chiton marmoratus*, Cs- *C. squamosus*, Ces- *Ceratozona squalida*, Aa- *Acanthochitona astrigera*, La- *Lottia albicosta*, Lan- *L. antillarum*, Ll- *L. leucopleura*, Dl- *Diodora listeri*, Fb- *Fissurella barbadensis*, Fn- *F. nodosa*, Fr- *F. rosea*, Lli- *Lucapinella limatula*, Cp- *Cittarium pica*, Th- *Tegula hottessieriana*, Lc- *Lithopoma caelatum*, Ea- *Eulithidium adamsi*, Nt- *Nerita tessellata*, Bv- *Bittium varium*, Al- *Angiola lineata*, Ea- *Echinolittorina angustior*, Ez- *E. ziczac*, Em- *E. meleagris*, Pe- *Petalonchus erectus*, Sa- *Seila adamsi*, Rl- *Rhombinella laevigata*, Csp- *Costoanachis sparsa*, Mo- *Mitrella cellata*, Ds- *Decipifus sixaolus*, Ln- *Leucozonia nassa*, Vp- *Vexillum puella*, Mn- *Morula nodulosa*, Pp- *Plicopurpura patula*, Sr- *Stramonita rustica*, Vd- *Vascula deltoidea*, He- *Hormomya exustus*, Ib- *Isognomon bicolor*.

A continuación de las especies dominantes se ubicaron las de abundancia intermedia, con registros entre tres y 60 individuos en la época lluviosa y

entre tres y 22 en la poca lluviosa. En ambos períodos y para todos los meses se observaron las pendientes menos pronunciadas. Para los meses de

la época lluviosa se detectó mayor riqueza específica con abundancia intermedia: 15 en junio, 21 en agosto y 17 en octubre. No obstante, en la poca lluviosa solo se consignaron 11 en abril, 10 en diciembre y 12 en febrero (Fig. 2). Al final de las curvas se ubicaron las especies de abundancia entre uno o dos individuos. La menor riqueza de especies con abundancia de este rango se registró en los meses de la época lluviosa (cinco en agosto y siete en junio y octubre) y en abril (tres). Sin embargo, en diciembre y febrero de la época poco lluviosa se encontraron 11 y 10 especies respectivamente.

Ubicación jerárquica de las especies

El 42% de la fauna de moluscos fueron especies dominantes y poco usuales mientras el 13% se consideraron ocasionales y un 3% constantes (Fig. 3). Este mismo análisis realizado por clases arrojó que para la clase Polyplacophora el 60% de las especies fueron dominantes y el 20% poco usuales y constantes respectivamente. En la clase Bivalvia el 63% de las especies resultaron dominantes y el 37% pocos usuales. La mayor

variabilidad se presentó en la clase Gastropoda, en donde el 37% fueron dominantes, el 47 % poco usuales y el 16% ocasionales.

Las especies dominantes fueron 16 (Fig. 3): *A. granulata*, *Chiton marmoratus*, *C. squamosus*, *F. barbadensis*, *F. nodosa*, *F. rosea*, *Cittarium pica*, *Eulithidium adamsi*, *E. meleagris*, *Petalocochus erectus*, *Decipifus sixaolus*, *Leucozonia nassa*, *Plicopurpura patula*, *Stramonita rustica*, *H. exustus* e *Isognomon bicolor*. De ellas tres pertenecen a la clase Polyplacophora, 11 de Gastropoda y dos de Bivalvia. Las especies poco usuales fueron 17 (Fig. 3): *Ceratozonia squalida*, *Lottia albicosta*, *L. leucopleura*, *Diodora listeri*, *Lucapinella limatula*, *Tegula hottesieriana*, *Lithopoma caelatum*, *N. tessellata*, *Hinea lineata*, *E. angustior*, *Seila adamsi*, *Costoanachis sparsa*, *Mitrella ocellata*, *Vexillum puella*, *Trachypollia nodulosa*, *Thais deltoidea* y *Crassostrea virginica*. De estas, 14 fueron gasterópodos, un polioplacóforo y un bivalvo. La especie constante fue el polioplacóforo *Acanthochitona astrigera* y los cinco gasterópodos ocasionales fueron: *L. antillarum*, *Bittiolium varium*, *E. ziczac*, *Nitidella nitida* y *Rhombinella laevigata*.

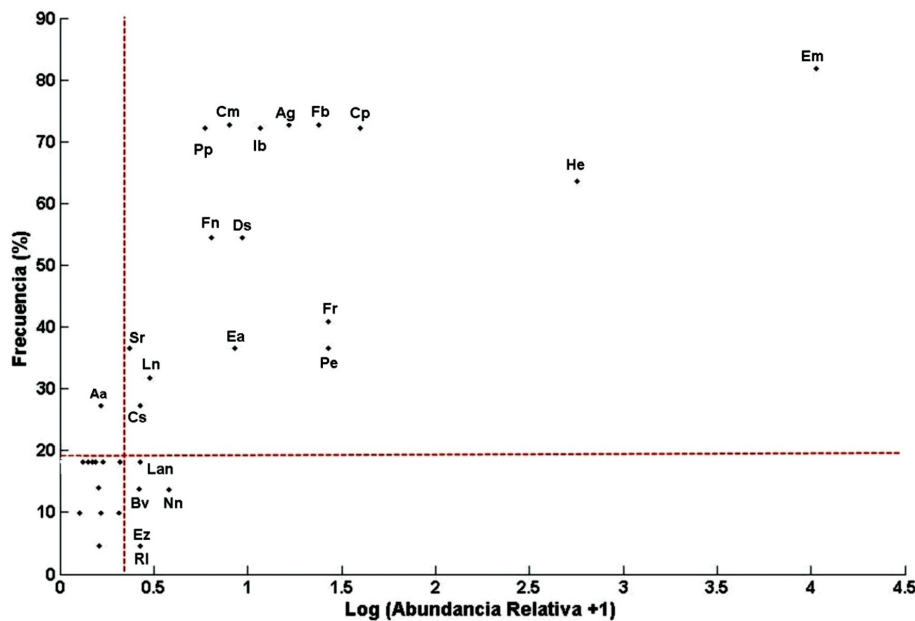


Figura 3. Clasificación jerárquica de los moluscos asociados a mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso en el municipio Santiago de Cuba. Dónde: Ag- *Acanthopleura granulata*, Cm- *Chiton marmoratus*, Cs- *C. squamosus*, Aa- *Acanthochitona astrigera*, La- *Lottia albicosta*, Lan- *L. antillarum*, Fb- *Fissurella barbadensis*, Fn- *F. nodosa*, Fr- *F. rosea*, Cp- *Cittarium pica*, Ea- *Eulithidium adamsi*, Bv- *Bittiolium varium*, Ez- *E. ziczac*, Em- *E. meleagris*, Pe- *Petalocochus erectus*, Rl- *Rhombinella laevigata*, Ds- *Decipifus sixaolus*, Mn- *Morula nodulosa*, Pp- *Plicopurpura patula*, Sr- *Stramonita rustica*, He- *Hormomya exustus* y Ib- *Isognomon bicolor*.

Figure 3. Hierarchical classification of the molluscs associated with mantles of macroalgae of the rocky mesolithic in the municipality of Santiago de Cuba.

Relación de la riqueza específica y la abundancia con las variables ambientales

En los ensambles de moluscos de la zona fital del mesolitoral rocoso el número total de moluscos fue determinado por la interacción de la humedad relativa media mensual, la humedad relativa a las 07:00 h, la cantidad de días con lluvias y la cobertura de macroalgas. Estas variables explican un 60% de la varianza de la abundancia total de moluscos (R^2 corregida= 0,601) y la relación entre estas variables resultó significativa [$F(4,17) = 8,9112$; $p = 0,0005$]. Además, la relación entre estas y la riqueza específica fue positiva moderada ($R=0.822$). Por otro lado, la humedad relativa a las 07:00 h ($t = 2,513$; $p = 0,022$) y la cobertura de macroalgas ($t = 2,8573$; $p = 0,011$) son las más relevantes en la ecuación: $N_{i1} = -347.175 + 111.231HR7h + 0.527CA - 3.567DLI - 31.473HR$. Donde: N_{i1} =número total de individuos, $HR7h$ =humedad relativa a las 07:00 h, CA =cobertura de macroalgas, DLI =total de días con lluvias y HR =humedad relativa media mensual.

Discusión

Abundancia

El número total de individuos de moluscos del mesolitoral rocoso en cuatro localidades del municipio Santiago de Cuba es semejante al encontrado para otros ensambles del Caribe (Jiménez *et al.*, 2004; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012; Quirós-Rodríguez & Hernando-Campos, 2013). El mayor número de individuos encontrado de *E. meleagris*, *H. exustus*, *C. pica*, *F. rosea* y *F. barbadensis* durante el periodo puede estar relacionado con el hecho de que estas especies son características del litoral rocoso (Quirós, 1998; Martínez, 2014; Fernández *et al.*, 2014). *Echinolittorina meleagris*, *C. pica*, *F. rosea* y *F. barbadensis* son especies que pueden resistir periodos grandes de exposición al sol, sin embargo, presentan importantes desplazamientos de acuerdo con los cambios en el nivel de la marea (Landa-Jaime *et al.*, 2013). Además, llegan a formar grandes colonias que habitan el mesolitoral superior, medio e inferior. Por su parte, *H. exustus* es un bivalvo de pequeño tamaño que está bien adaptado a la vida litoral. Es una especie de hábito epifaunal sobre rocas y bancos de otros moluscos

que forman grupos. Además, habita en numerosos hábitats sometidos al fuerte oleaje (García-Cubas & Reguero, 1995, 2007) como es característico al área de estudio. Según Quirós (1998) esta especie en Cuba es típica de las zonas inferiores del mesolitoral, adhiriéndose a las rocas y formando agrupaciones menores. Por su parte *C. pica* también es una especie típica de este hábitat, donde se asientan los juveniles y los adultos de menor tamaño. En este hábitat son más abundantes entre las oquedades, donde viven varios ejemplares con una distribución cercana o en grupos pequeños al azar (Randall, 1964; Quirós, 1998; Robertson, 2003).

Las diferencias de la abundancia de los moluscos entre las localidades detectadas parecen estar ocasionadas por las características del sustrato y la diversidad de ecosistemas adyacentes. La presencia de una mayor heterogeneidad topográfica del sustrato en Mar Verde es una de las posibles causas de la elevada abundancia registrada. De esta manera, en estos microhábitats los moluscos tienen protección contra acción del oleaje y la desecación, coincidiendo con lo planteado por Denny *et al.* (1985) y Garrity (1984), respectivamente. Además, la presencia de este mayor número de individuos, pudiera estar dada porque los moluscos encuentran en hábitats heterogéneos refugio de los depredadores (Menge *et al.*, 1985; Hixon & Menge, 1991). Lo contrario fue observado en Siboney, pese a que ambas localidades poseen un mesolitoral bien inclinado; en esta última la variedad de microhábitats es menor.

Las variaciones temporales en el número de individuos parecen estar asociadas a la variación de las variables climáticas. Durante los meses de verano (periodo lluvioso) ocurre el reclutamiento primaveral de varias especies de moluscos. Resultado semejante fue encontrado en gasterópodos asociados a macroalgas del mesolitoral en la costa norte de Cuba por Areces *et al.* (1992). Estos autores hallaron una marcada estacionalidad en la comunidad, consignándose los mayores valores en el periodo lluvioso. Este fenómeno coincide con lo encontrado en otras comunidades bentónicas de la plataforma cubana (Jiménez & Ibarzabal, 1992; Lalana *et al.*, 1989).

La presencia de patrones estacionales en las comunidades mesolitorales tropicales ha sido descrita por Williams (1993, 1994). La estacionalidad es atribuida a las variaciones de las condiciones ambientales (temperatura, precipitaciones y humedad) (Williams *et al.*, 2011). El aumento de la abundancia de moluscos del

mesolitoral rocoso también ha sido reportado en ensamblajes de Venezuela (Jiménez *et al.*, 2004), Colombia (Quirós-Rodríguez & Hernando-Campos, 2013) y México (Esqueda *et al.*, 2000; Flores-Garza *et al.*, 2011; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012).

La dominancia de *E. meleagris* observada en las curvas de rango-abundancia para las localidades de Mar Verde y La Socapa en todos los meses de muestreo puede ser consecuencia de la amplia distribución de la misma en el mesolitoral cubano (Areces *et al.*, 1992). Este gasterópodo es común sobre sustratos duros a veces elevados varios metros sobre el nivel del mar (Ortiz, 1976). Es una especie típica de la zona meso y supralitoral rocosa en el Caribe, muy abundante sobre rocas y pilotes, en aguas con oleaje moderado, asociada a las macroalgas intermareales y en pozas de mareas (Díaz & Puyana, 1994; Quirós, 1998).

La especie dominante en Aguadores fue *H. exustus*, fenómeno asociado a las características de la localidad, mientras en La Socapa la segunda más dominante. Aguadores es una zona de estuario, en la que desemboca el río San Juan. Esto provoca variaciones estacionales de la salinidad y el aporte de materia orgánica, pues la cuenca es una de las más contaminadas de la costa suroriental de Cuba (Jover *et al.*, 2009; Nazario *et al.*, 2010). La especie es común del mesolitoral, en donde forma pequeños grupos (Quirós, 1998; Martínez, 2014). Además, es suspensívora y frecuente en aguas salobres (Reguero & García-Cubas, 1995; García-Cubas & Reguero, 2007).

La dominancia de *C. pica* en la localidad Siboney puede estar relacionada con las características topográficas del área. En la misma el mesolitoral es una franja muy estrecha, dado que la costa rocosa es acantilada, por lo cual la acción de los pescadores, que recolectan los juveniles de la especie como carnada, queda impedida o disminuida. La actividad de recolección de moluscos en mesolitorales rocosos ocasiona la disminución de su población, en contraste con las áreas bajo protección (Keough *et al.*, 1993). La misma es abundante entre las oquedades en donde puede encontrarse con una distribución cercana al azar. Sin embargo, Martínez (2014) en dos localidades del norte de Mayabeque (costa noroccidental de Cuba), encontró que esta especie presenta variación en el patrón de distribución en ocasiones al azar o agregadas con distribución intermedia.

El hecho de encontrar a cuatro de los cinco polioplacóforos recolectados con distribución

intermedia en las curvas de rango-abundancia en las localidades y meses de muestreo puede deberse al carácter gregario de estas especies. Además, son considerados habitantes típicos de los fondos rocosos por sus adaptaciones al efecto mecánico del oleaje. Estas especies están provistas de un pie bien desarrollado que les permite, junto a la acción del mucus, una fuerte adhesión al sustrato y éxito ante el ataque de depredadores (Quirós, 1998). Resultados semejantes fueron encontrados para ensamblajes del mesolitoral rocoso en Cuba (Quirós, 1998; Martínez, 2014), en la costa tropical americana (Jiménez *et al.*, 2004; Quirós-Rodríguez & Hernando-Campos, 2013) y en la pacífica (Esqueda *et al.*, 2000; Flores-Garza *et al.*, 2011; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012). Autores como Salcedo *et al.* (1988), García (1994) y Flores (2004) plantean la abundancia de la familia Chitonidae debido a las adaptaciones a la vida del mesolitoral que poseen las especies de esta familia.

El mayor número de especies encontradas con valores intermedios de abundancia fueron gasterópodos, debido a la existencia de especies que poseen una tendencia gregaria en este tipo de ambiente. Este tipo de distribución se presenta en muchos animales como una ventaja adaptativa de la vida en grupo (Miller & Spoolman, 2011). Además, las especies con estas características pertenecen a las familias Lottiidae, Fissurellidae, Tegulidae, Littorinidae y Muricidae, que se han descrito como habituales en esta zona (Espinosa *et al.*, 2012; Diez & Jover, 2013).

La mayor riqueza de especies de abundancia intermedia y baja se consignan en la época poco lluviosa debido a los cambios de las variables climáticas y del oleaje. Arruda & Amaral (2003) señalaron la acción de las olas como determinante primario de los patrones de distribución en ambientes con variaciones de las características físicas. No obstante, las variaciones de temperatura en este periodo ocasionan cambios en la intensidad de alimentación regulando el tamaño poblacional. Un estudio realizado por Rao & Sundaram (1972) en el Golfo de Mannar y la Bahía Palk (India) demostró que la actividad y la intensidad de alimentación aumentaron en correspondencia con los incrementos de la temperatura.

La variación en la riqueza de especies de abundancia baja e intermedia también está dada por variaciones en la abundancia de reclutamiento (adición de juveniles a la población); este factor resulta clave en el mantenimiento y zonación de las poblaciones de moluscos en litorales rocosos (Arruda & Amaral 2003). El reclutamiento también

puede jugar un papel importante en la estructuración de las comunidades intermareales y por tanto producir heterogeneidad en la abundancia de las especies existentes (Menge & Branch, 2001; Carlson *et al.*, 2006).

Ubicación jerárquica de las especies

El dominio de especies dominantes y poco usuales (42%) para los ensamblajes de moluscos en las cuatro localidades no parece estar asociado a procesos de competencia intra e interespecífica. Se ha identificado que la mayor fuente de variabilidad en la abundancia de muchos organismos es a escalas espaciales pequeñas producto del aumento de especies poco usuales (Morrisey *et al.*, 1992; Underwood & Chapman, 1996). En experimentos realizados por Matías *et al.* (2012) se encontró que la riqueza y abundancia de estas especies no estaba relacionada con el aumento de otras comunes. Sin embargo, las especies individuales respondieron de manera diferenciada a diferentes densidades, independientemente de si eran poco usuales o abundantes. Por tanto, clasificar una especie como rara o dominante depende de la escala, aumentando la rareza a escalas pequeñas debido a la distribución agregada o no de los moluscos en los diferentes microhábitats. Este fenómeno pudiera explicar la rareza de especies típicas del mesolitoral como son *C. squalida*, *T. deltoidea* y *Lucapinella limatula*, pero que presentan una distribución aislada en este hábitat (Quirós, 1998).

Otro factor a considerar es que la zona mesolitoral puede ser considerada como el ecotono entre las comunidades de los estratos supra y sublitoral. Este fenómeno ocasiona que la presencia de especies comunes de estos estratos se comporte con poca abundancia y frecuencia. Es conocido que en las zonas de ecotono convergen especies que son características de las zonas limítrofes y poseen amplios rangos de tolerancia a diversos factores ambientales (deseccación, salinidad y temperatura) (Martínez, 2014).

Especies como *L. albicosta*, *L. leucopleura*, *D. listeri*, *L. caelatum*, *N. tessellata*, *C. sparsa*, *V. puella* y *T. nodulosa*, típicas de las zonas inferiores y en relación a la fuerza del oleaje y la amplitud de la marea, se han detectado de forma ocasional en el mesolitoral (Díaz & Puyana, 1994; Quirós, 1998; Martínez, 2014). Estos mismos autores consignan *Angiola lineata* y *M. ocellata* como comunes en las charcas de mareas y pueden ser encontrados también de manera ocasional. Lo mismo sucede con *T. hottessieriana*, que es común en

mesolitorales bajo rocas mientras *C. virginica* resulta abundante en ecosistemas cercanos a manglares; microhábitats pocos frecuentes en el área de estudio.

La abundancia de especies dominantes, ocasionales y constantes en el periodo de estudio se debe a la combinación de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que permiten el éxito de estas en ambientes mesolitorales. La presencia de la concha masiva es una de las adaptaciones más importantes, debido a que ofrece protección para el cuerpo de las olas, de accidentes, pérdida de agua y previene el sobrecalentamiento del cuerpo (Alyakrinskaya, 2010). El desarrollo de la respiración combinada de oxígeno disuelto en el agua y de oxígeno atmosférico, la retención de líquidos y secreción de mucus en el cuerpo garantiza la supervivencia durante los periodos de exposición al aire (Alyakrinskaya, 2004, 2010). Las conchas con patrones de coloración clara, de tamaño intermedio y de forma cónica como el observado en las especies dominantes garantiza un mayor éxito adaptativo (*e.g.* Branch, 1985).

Relación de la riqueza específica y la abundancia con las variables ambientales

Se encontró una relación estadística entre la variación del número total de individuos de especies de moluscos de los ensamblajes del mesolitoral rocoso del municipio Santiago de Cuba y las variables ambientales, apoyando la hipótesis que la variación de la cobertura de algas y las variables climáticas inciden en la composición y estructura de los ensamblajes de moluscos (Jover *et al.* 2014). Este fenómeno coincide con lo planteado sobre la interacción de factores bióticos y abióticos en la constitución de ensamblajes mesolitorales (Bertness & Leonard, 1997; Bertness *et al.*, 1999; Robles & Desharnais, 2002). En los ambientes marinos litorales, los talos de las macroalgas constituyen un sustrato favorable para el asentamiento de epibiontes (Seed & O'Connor, 1981). La cobertura de las macroalgas ha sido considerada para evaluar su complejidad estructural (Kelaher & Castilla, 2005; Quirós-Rodríguez *et al.*, 2013) y en general, una mayor complejidad de los talos implica una mayor biodiversidad de las especies asociadas (Unsworth *et al.*, 2007), fenómeno que permitiría explicar la relación significativa con la abundancia de los de moluscos del mesolitoral rocoso en la costa de Santiago de Cuba. Por otro lado, los sustratos biológicos tienen una gran influencia en la

organización de los ensambles en el mesolitoral mediante la diversificación de los recursos espaciales a utilizar (Cacabelos *et al.*, 2010). Los mismos proporcionan un aumento de superficie disponible para especies sésiles, proveyendo refugios contra los depredadores y las condiciones ambientales desfavorables (Monteiro *et al.*, 2002). Además, las macroalgas ofrecen a los organismos que viven en sus frondes un microhábitat protegido del impacto del movimiento del agua, creando condiciones más homogéneas que las del hábitat donde crece el alga (Chemello & Milazzo, 2002; Schreider *et al.*, 2003; Quirós-Rodríguez *et al.*, 2013).

En la zona fital del mesolitoral rocoso para las cuatro localidades del municipio Santiago de Cuba, la humedad relativa y la temperatura están relacionadas con el número total de individuos del ensamble de moluscos. Es probable que esta relación este dada por el estrés térmico a que está sometida esta malacofauna, lo que desempeña un importante papel en la definición del nicho espacial y temporal de los consumidores intermareales (Sanford, 2002). Algunos modelos predicen que niveles de tensión subletales a menudo pueden reducir las tasas de consumo de herbívoros y carnívoros (Menge & Sutherland, 1987; Menge & Olson, 1990). La exposición crónica a los períodos extremos de calor y la deshidratación puede producir daño celular que reduce la alimentación, el crecimiento y la forma física; ocasionando variaciones en la riqueza, abundancia y diversidad de los moluscos mesolitorales.

La temperatura y la humedad relativa son factores determinantes para el desarrollo de los moluscos en el mesolitoral, al estar relacionado con la pérdida de agua y la tolerancia al estrés térmico (Byrne *et al.*, 1988). La incidencia de estos factores y su relación positiva con el aumento en la pérdida de peso fue observada en experimentos realizados en el molusco *Littoraria angulifera* (Lamarck 1822) (Rose, 2014). Este fenómeno ha sido reportado también para *Mytilus californianus* Conrad, 1837, en donde el estrés ocasionado por las fluctuaciones en la temperatura del aire y la humedad relativa determinan la dinámica de las poblaciones y su abundancia (Denny *et al.*, 2011).

Como respuesta a estrés ocasionado por las variaciones de la temperatura y la humedad relativa, los moluscos intermareales utilizan como estrategia adaptativa la agregación de individuos en pequeños espacios (Stafford *et al.*, 2012; Chapperon *et al.*, 2013). La agregación proporciona una reducción en el área de superficie

expuesta en relación al volumen acumulado de los moluscos, favoreciendo la riqueza de especies (Stafford *et al.*, 2012), considerando que los individuos en agregaciones pueden sostener el intercambio gaseoso con su medio durante períodos más largos de tiempo que los individuos solitarios. De esta manera, la agregación constituye una estrategia adaptativa que permite desarrollar condiciones favorables de microclima para tolerar las tensiones ambientales.

La relación negativa entre la cantidad de días con precipitaciones y el número total de los moluscos en los ensambles estudiados pudiera estar relacionado con mortalidad ocasionada por las lluvias. Este factor climatológico puede provocar la separación de los moluscos (*e.g.* litorínidos) del sustrato (Oghaki, 1988) o pueden presentar problemas osmóticos debido al flujo del agua lluvia, provocando que se hinchen los tejidos blandos y dilución de los tejidos corporales (Morritt *et al.*, 2007). Esto trae como consecuencia cambios bioquímicos y fisiológicos en los individuos que puede ocasionar alta mortalidad en las poblaciones.

Las macroalgas del mesolitoral rocoso en el municipio Santiago de Cuba constituyen un hábitat importante para los moluscos fitales. La interacción de la cobertura de estas macroalgas con factores abióticos como la temperatura del aire, humedad relativa y precipitaciones modulan la riqueza y la abundancia de los ensambles de moluscos. Esto permite el empleo de esta fauna como potenciales indicadores ambientales para evaluar el efecto del cambio climático global.

Agradecimientos

Al programa de Maestría en Zoología y Ecología Animal de la Universidad de La Habana por permitir el desarrollo de esta investigación. A los estudiantes del Grupo Científico Estudiantil “EcoMar” Dra. María Elena Ibarra Martín del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente por su ayuda en la realización del trabajo de campo. A Yuset Guerra y Edgar Hernández por el envío de gran parte de la bibliografía. A Bernardo Reyes-Tur por su apoyo y sugerencias durante la realización de la investigación. Al proyecto universitario Ciencia y Conciencia “Macroalgas del mesolitoral rocoso de la costa sur oriental de Cuba”.

Referencias bibliográficas

- Abbott, R. 1974. American Sea Shells. Van Nostrand Reinhold, Nueva Cork, Irlanda, 541 pp.
- Alyakrinskaya, I. 2004. Adaptations of certain Mediterranean mollusks to living in the littoral zone. *The Biological Bulletin* 31: 406-415.
- Alyakrinskaya, I. 2010. Some Adaptations of *Monodonta turbinata* (Born, 1780) (Gastropoda, Prosobranchia, Trochidae) to Feeding and Habitation in the Littoral Zone. *The Biological Bulletin* 40: 76-82.
- Anderson, M. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Areces, A. 2002. Ecorregionalización y clasificación de los hábitats marinos de Cuba. Instituto de Oceanología, WWF, Environmental Defense y CNAP, La Habana, Cuba, 83 pp.
- Areces, J., R. Valle, D. Ibarzabal, J. Pol & L. Hernández. 1992. Características generales de la fauna asociada a cuatro especies de macroalgas del mesolitoral cubano. *Ciencias Biológicas* 25: 119-131
- Arruda, E. & A. Amaral. 2003. Spatial distribution of mollusks in the intertidal zone of sheltered beaches in southeastern of Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 291-300.
- Bertness, M. & G. Leonard. 1997. The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology* 78: 1976-1989.
- Bertness, M., G. Leonard, J. Levine & J. Bruno. 1999. Climate-driven interactions among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place. *Oecologia* 120: 446-450.
- Branch, G. 1985. Limpets: evolution and adaptation. *The Mollusca* 10: 187-220.
- Byrne, R., R. McMahon & T. Dietz. 1988. Temperature and relative humidity effects on aerial exposure tolerance in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. *The Biological Bulletin* 175: 253-260.
- Cacabelos, E., C. Olabarria, M. Incera & J. Troncoso. 2010. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89: 43-52.
- Capelo, J., M. Rada, M. Solé, J. Buitrago, S. Grune & J. Narváez. 2014. Los moluscos marinos litorales del norte de la península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela. *Amici Molluscarum* 22: 29-44
- Carlson, R., M. Shulman & J. Ellis. 2006. Factors contributing to spatial heterogeneity in the abundance of the common periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Journal of Molluscan Studies* 72: 149-156.
- Chapperon, C., C. Le & L. Seuront. 2013. Thermally mediated body temperature, water content and aggregation behaviour in the intertidal gastropod *Nerita atramentosa*. *Ecological Research* 28: 407-416.
- Chemello, R., & M. Milazzo. 2002. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Marine Biology* 140: 981-990.
- de Jong, K. & H. Coomans. 1988. Marine Gastropods from Curacao, Aruba and Bonaire. *Studies on the fauna of Curacao and other Caribbean Islands* 69: 1-261.
- Denny, M., T. Daniel & M. Koehl. 1985. Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecological Monographs* 55: 69-102.
- Denny, M., W. Dowd, L. Bilir & K. Mach. 2011. Spreading the risk: small-scale body temperature variation among intertidal organisms and its implications for species persistence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 175-190.
- Díaz, J. & M. Puyana. 1994. Moluscos del Caribe Colombiano: Un catálogo ilustrado. COLCIENCIAS, Fundación Natura e INVEMAR, Bogotá. Colombia, 291 pp.
- Diez, Y. & A. Jover. 2012. Moluscos marinos del sector Bahía de Puerto Padre-Bahía de Nipe, Cuba. *Amici Molluscarum* 20: 17-28.
- Diez, Y. & A. Jover. 2013. Lista y distribución de los moluscos marinos de Santiago de Cuba, costa suroriental de Cuba. *Amici Molluscarum* 21: 23-38.
- Espinosa, J., J. Ortea, R. Sánchez y J. Gutiérrez. 2012. Moluscos marinos de la Reserva de la Biosfera de la Península de Guanacabibes. Instituto de Oceanología, La Habana, Cuba. 325 pp.
- Espinosa, J., J. Ortega, M. Caballer & L. Moro. 2006. Moluscos marinos de la península de Guanacabibes, Pinar del Rio, Cuba, con la descripción de nuevos taxones. *Avicennia* 18: 1-83.
- Espinosa, J., J. Ortega, R. Fernández-Garcés & L. Moro. 2007. Adiciones a la fauna de moluscos marinos de la península de

- Guanacabibes (I), con la descripción de nuevas especies. *Avicennia* 19: 63-87.
- Espinosa, J., R. Fernández-Garcés & E. Rolán. 1994. Catálogo de los moluscos marinos actuales de Cuba. *Cuadernode Investigaciones Biológicas* 18: 85-154.
- Esqueda, M., E. Rios-Jara, E. Michel-Morfin & V. Landa-Jaime. 2000. The vertical distribution and abundance of gastropods and bivalves from rocky beaches of Cuastecomate Bay, Jalisco. México. *Revista de Biología Tropical* 48: 765-775.
- Fernández, J. & M. Jiménez. 2006. Estructura de la comunidad de moluscos y relaciones tróficas en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 54: 121-130.
- Fernández, J. & M. Jiménez. 2007. Fauna malacológica del litoral rocoso de la costa sur del Golfo de Cariaco y costa norte del estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 3-11.
- Fernández, J., M. Jiménez & T. Allen. 2014. Diversidad, abundancia y distribución de la macrofauna bentónica de las costas rocosas al norte del Estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 62: 947-956.
- Flores, R. 2004. Estructura de la comunidad de moluscos del mesolitoral superior en las playas de facie rocosa del estado de Guerrero, México. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, México, 207 pp.
- Flores-Garza, R., C. Torreblanca-Ramírez, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez, L. Galeana-Rebolledo, A. Valdés-González & A. Rojas-Herrera. 2011. Mollusc community from a rocky intertidal zone in Acapulco, Mexico. *Biodiversity* 12: 144-153.
- Galeana-Rebolledo, L., R. Flores-Garza, C. Torreblanca-Ramírez, S. García-Ibáñez, P. Flores-Rodríguez & V. López-Rojas. 2012. Biocenosis de Bivalvia y Polyplacophora del intermareal rocoso en playa Tlacopanocha, Acapulco, Guerrero, México. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40: 943-954.
- García, J. 1994. Fauna malacológica de acompañamiento del caracol *Purpura pansa* (Gould 1853) en la zona mesolitoral de la isla Roqueta, Acapulco, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Guerrero, Acapulco, México, 97 pp.
- García-Cubas, A. & M. Reguero 2007. Catálogo ilustrado de moluscos del Golfo de México y Mar Caribe. UNAM. México, 94 pp.
- García-Cubas, A. & M. Reguero. 1995. Moluscos de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México: Sistemática y Ecología. *Hidrobiológica* 5: 1-24.
- García-Ríos, C., F. Soto-Santiago, R. Colón-Rivera & J. Medina-Hernández. 2008. Gasterópodos asociados al alga calcárea *Halimeda opuntia* (Udoteaceae) en Puerto Rico. *Revista de Biología Tropical* 56: 1 665-1 675
- Garrity, S. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 559-574.
- Hammer, Ø., D. Harper & P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Hill, T., P. Lewicki & P. Lewicki. 2006. *Statistics: Methods and Applications: a Comprehensive Reference for Science, Industry, and Data Mining*. StatSoft, Tulsa, OK, 832 pp.
- Hixon, M. & B. Menge. 1991. Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical Population Biology* 39: 178-200.
- Hunt, B., R Lipsman & J. Rosenberg. 2014. *A Guide to MATLAB: For Beginners and Experienced Users*. Cambridge University Press, UK, 314 pp.
- Jiménez, C. & D. Ibarzabal 1982. Evaluación cuantitativa del mesobentos en la plataforma nororiental de Cuba. *Ciencias Biológicas*, 7: 54-69.
- Jiménez, M., B. Márquez & O. Díaz. 2004. Moluscos del litoral rocoso en cuatro localidades del estado Sucre, Venezuela. *Saber* 16: 8-17.
- Jover, A., G. Llorente & N. Viña. 2009. Variación espacio-temporal de la composición de macroalgas del sector Aguadores, plataforma suroriental, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas* 30: 3-9.
- Jover, A., L. Reyes, L. Gómez & A. Suárez. 2012. Variación espacial y temporal de las macroalgas del mesolitoral rocoso en Aguadores-Baconao, Cuba I: composición. *Revista de Investigaciones Marinas* 32: 38-49.
- Jover, A., Y. Diez & D. Tamayo. 2014. Composición de los moluscos de la zona fital del mesolitoral rocoso en Santiago de Cuba. *Amici Molluscarum* 22: 7-19.

- Kelaher, B. & J. Castilla. 2005. Habitat characteristics influence macrofaunal communities in coralline turf more than mesoscale coastal upwelling on the coast of Northern Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 155-165.
- Keough, M., G. Quinn & A. King. 1993. Correlations between human collecting and intertidal mollusc populations on rocky shores. *Conservation Biology* 7: 378-390.
- Krebs, C. 1999. *Ecological methodology*. Benjamin Cummings, Menlo Park, California. Estados Unidos de América, 620 pp.
- Lalana, R., N. Capetillo, R. Brito, E. Díaz-Iglesias & R. Cruz. 1989. Estudio del zoobentos asociado a *Laurencia intricata* en un área de juveniles de langosta al SE de la Isla de la Juventud. *Revista de Investigaciones Marinas* 10: 207-218.
- Landa-Jaime, V., E. Michel-Morfin, J. Arciniega-Flores, S. Castillo-Vargasmachuca & M. Saucedo-Lozano. 2013. Moluscos asociados al arrecife coralino de Tenacatita, Jalisco, en el Pacífico central mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1121-1136.
- Lecha L., L. Paz & B. Lapinel. 1994. El clima de Cuba. Academia, La Habana, Cuba, 186 pp.
- Londoño-Cruz, E., L. López, F. Arias-Galvez, D. Herrera-Paz, A. Prado, L. Cuellar & J. Cantera. 2014. Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical* 62: 189-198.
- Martínez, E. 2014. Cambios en la estructura y composición de las comunidades de moluscos marinos litorales de Playa Jibacoa, Cuba. Tesis de Licenciatura, Universidad de La Habana, Cuba, 56 pp.
- Matias M., M. Chapman, A. Underwood & N. O'Connor. 2012. Increasing density of rare species of intertidal gastropods: tests of competitive ability compared with common species. *Marine Ecology Progress Series* 453: 107-116.
- Menge, B. & A. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 52-57.
- Menge, B. & G. Branch. 2001. Rocky intertidal communities. *En*: M. Bertness, S. Gaines & M. Hay (eds.), *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Reino Unido, pp. 221-251.
- Menge, B. & J. Sutherland. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist* 130: 730-757.
- Menge, B., J. Lubchenco & L. Ashkenas. 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394-405.
- Mille-Pagaza, S., A. Pérez & O. Holguín-Quiñones. 1994. Fauna malacológica bentónica del litoral de isla Socorro, Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas* 20: 467-486.
- Miller, G. & S. Spoolman. 2011. *Living in the environment: principles, connections, and solutions*. Cengage Learning. Stamford, Estados Unidos de América, 315 pp.
- Monteiro, S., M. Chapman & A. Underwood. 2002. Patches of the ascidian *Pyura stolonifera* (Heller, 1878): structure of habitat and associated intertidal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171-189.
- Morrisey, D., A. Underwood, L. Howitt & J. Stark. 1992. Temporal variation in soft-sediment benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 164(2): 233-245.
- Morritt, D., K. Leung, M. Pirro, C. Yau, T. Wai y G. Williams. 2007. Responses of the limpet, *Cellana grata* (Gould 1859) to hypo-osmotic stress during simulated tropical, monsoon rains. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352: 78-88.
- Nazario, L, M. Cabrales, J. Fajardo, I. Camps & A. Miralles. 2010. Estudio de la contaminación de la cuenca del río San Juan y su influencia en la zona costera. *Revista Cubana de Tecnología Química* 24: 72-78.
- Norderhaug, K., H. Christie & S. Fredriksen. 2007. Is habitat size an important factor for faunal abundances on kelp *Laminaria hyperborea*? *Journal of Sea Research* 58: 120-124
- Oghaki, S. 1988. Rain and the distribution of *Nodilittorina exigua* (Dunker) (Gastropoda: Littorinidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 122: 213-223.
- Olabarria, C., J. Caraballo & C. Vega. 2001. Cambios espacio-temporales en la estructura trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencias Marinas* 27: 235-254.
- Olivera, Y. & M. Guimaraes. 2012. Moluscos asociados a la angiosperma marina *Ruppia*

- maritima* L. en tres sistemas lagunares cubanos. Mesoamericana 16: 63-66.
- Ortiz, M. 1976. Algunas características del bentos en Cuba. Ciencias 26: 1-32.
- Quirós, A. 1998. Moluscos del litoral rocoso cubano y manifestación de factores ambientales en el gradiente de zonación. Tesis de Maestría. Universidad de la Habana, La Habana, Cuba, 128 pp.
- Quirós-Rodríguez, J., J. Arias-Ríos y V. Ruiz. 2010. Estructura de las comunidades macroalgales asociadas al litoral rocoso del departamento de Córdoba, Colombia. Caldasia 32: 339-354.
- Quirós-Rodríguez, J. & N. Hernando-Campos. 2013. Moluscos asociados a ensamblajes de macroalgas en el litoral rocoso de Córdoba, Caribe colombiano. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras 42: 101-120.
- Randall, H. 1964. A study of the growth and other aspects of the biology of the West Indian topshell, *Cittarium pica* (Linnaeus). Bulletin of Marine Science 14: 424-443.
- Rao, K. & K. Sundaram. 1972. Ecology of intertidal molluscs of Gulf of Mannar and Palk Bay. Proceedings of the Indian Academy of Science, Section B, 38: 462-474.
- Robertson, R. 2003. The edible West Indian "whelk" *Cittarium pica* (Gastropoda: Trochidae): Natural history with new observations. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 153(1): 27-47.
- Robles, C. & R. Desharnais. 2002. History and current development of a paradigm of predation in rocky intertidal communities. Ecology 83: 1521-1536.
- Rose, F. 2014. Temperature and Relative Humidity Effects on Water Loss and Hemolymph Osmolality of *Littoraria angulifera* (Lamarck, 1822). Tesis de Maestría, College of Science, Mathematics and Technology, University of Texas at Brownsville, Estados Unidos de América, 34 pp.
- Salcedo, M., G. Green, A. Gamboa & P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados béticos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, 15: 73-96.
- Sanford, E. 2002. The feeding, growth, and energetics of two rocky intertidal predators *Pisaster ochraceus* and *Nucella canaliculata* under water temperatures simulating episodic upwelling. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 273: 199-218.
- Schreider, M., T. Glasby & A. Underwood. 2003. Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shores in New South Wales, Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 293: 57-71.
- Sevilla, L., R. Vargas & J. Cortés. 2003. Biodiversidad marina de Costa Rica: gastrópodos (Mollusca: Gastropoda) de la costa Caribe. Revista de Biología Tropical 51: 305-400.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co.: Nueva York, Estados Unidos de América 937 pp.
- Stafford, R., M. S. Davies & G. Williams. 2012. Misinterpreting the potential benefits of aggregation for reducing desiccation in the intertidal: a simple analogy. Marine Ecology, 33: 512-515.
- Sueiro, M., A. Bortolus & E. Schwindt. 2011. Habitat complexity and community composition: relationships between different ecosystem engineers and the associated macroinvertebrate assemblages. Helgoland Marine Research 65: 467-477.
- Thrush, S., M. Chiantore, V. Asnagi, J. Hewitt, D. Fiorentino & R. Cattaneo-Vietti. 2011. Habitat-diversity relationships in rocky shore algal turf infaunal communities. Marine Ecology Progress Series 424: 119-132.
- Torreblanca-Ramírez, C., R. Flores-Garza, P. Flores-Rodríguez, S. García-Ibáñez & L. Galeana-Rebolledo. 2012. Riqueza, composición y diversidad de la comunidad de moluscos asociada al sustrato rocoso intermareal de playa Parque de la Reina, Acapulco, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía 47: 283-294.
- Underwood, A. & M. Chapman. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. Oecologia 107: 212-224.
- Unsworth, R., S. De Grave, J. Jompa, D. Smith & J. Bell. 2007. Faunal relationships with seagrass habitat structure: a case study using shrimp from the Indo-Pacific. Marine and Freshwater Research 58: 1 008-1 018.
- Veiga, A. 1999. Caracterización de la flora y vegetación bentónica intermareal y de su riqueza en recursos explotables en las rías

- Baixas Gallegas (NO. Península Ibérica). Tesis Doctoral, Universidade da Coruña, España, 204 pp.
- Viejo, R. 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds on northern Spain. *Aquatic Botany* 64: 131-149.
- Warmke, G. & R. Abbott. 1961. *Caribbean Seashells*. Livingston, Wynnewood, Estados Unidos de América, 348 pp.
- Whittaker, R. 1965. Dominance and Diversity in Land Plant Communities Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147: 250-260.
- Williams, G. 1993. Seasonal variation in algal species richness and abundance in the presence of molluscan herbivores on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 167: 261-275.
- Williams, G. 1994. The relationship between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 178: 79-95.
- Williams, G., M. De Pirro, S. Cartwright, K. Khangura, W. Ng, P. Leung & D. Morrill. 2011. Come rain or shine: the combined effects of physical stresses on physiological and protein level responses of an intertidal limpet in the monsoonal tropics. *Functional Ecology* 25: 101-110.
- WoRMS. 2017. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org>. Consultado el 15 de junio de 2017.

Recibido: 27 de julio de 2017.

Aceptado: 29 de noviembre de 2017.