

ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD TRÓFICA DE MOLUSCOS DEL MESOLITORAL ROCOSO EN UN GRADIENTE DE EUTROFIZACIÓN DE LA COSTA SURORIENTAL DE CUBA

Abundance and trophic diversity of intertidal rocky shore molluscs in a gradient of eutrophication of the southeast coast of Cuba

Abdiel Jover Capote

Departamento de Biología y Geografía, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad de Oriente. Avenida Patricio Lumumba s/n, Santiago de Cuba, Cuba. CP. 90 500. Instituto Universitario de Investigación Marina (INMAR), Universidad de Cádiz, Campus Universitario de Puerto Real, 11510, Puerto Real, Cádiz, España;  orcid.org/0000-0002-2040-6820; ajover@uo.edu.cu.

RESUMEN

En ecosistemas tropicales, los patrones espaciales y temporales de la abundancia y diversidad trófica de moluscos asociados a macroalgas han sido poco abordado. En el presente trabajo se determinó la abundancia y diversidad tróficas de moluscos, y la relación con la cobertura de macroalgas en el mesolitoral rocoso de Santiago de Cuba. Los muestreos se realizaron bimestralmente entre marzo de 2013 y febrero de 2014. La unidad de muestreo fue un cuadrado de 25 cm de lado. La misma se empleó 10 veces en las cuatro localidades (dos de ellas sometidas a la eutrofización). La mayor riqueza de especies de moluscos correspondió al grupo trófico de los herbívoros ramoneadores de superficie, con 19 especies. Los moluscos ramoneadores de superficie presentaron los mayores valores de abundancia en todas las localidades (Mar Verde, La Socapa, Aguadores y Siboney) y meses de muestreo (marzo, mayo, julio, septiembre, noviembre y febrero). En Aguadores, al este de Santiago de Cuba, se reporta la mayor diversidad trófica, abundancia de suspensívoros y carnívoros. La cobertura de macroalgas modula de manera positiva la relación con la diversidad trófica y la abundancia de suspensívoros y herbívoros ramoneadores de talo.

Palabras clave: gasterópodos, bivalvos, polioplacóforos, grupos tróficos, cobertura de macroalgas.

ABSTRACT

In tropical ecosystems, the spatial and temporal patterns of the trophic abundance and diversity of molluscs associated with macroalgae have been little addressed. In the present work, the trophic abundance and diversity of molluscs and the relationship with the macroalgae cover in the intertidal rocky shore of Santiago de Cuba were determined. Sampling was performed every two months between March 2013 and February 2014. The sampling unit were a square with a side 25 cm. Sampling unit was used 10 times in the four localities (two of them subjected to eutrophication). The greatest richness of mollusc species belonged to the trophic group of surface browsing herbivores with 19 species. Surface browsing molluscs presented the highest abundance values in all localities (Mar Verde, La Socapa, Aguadores and Siboney) and sampling months (March, May, July, September, November and February). In Aguadores, East of Santiago de Cuba, the greatest trophic diversity, abundance of suspensivores and carnivores is reported. Macroalgal cover positively modulates the relationship with trophic diversity and abundance of suspensivores and herbivores that browse thallus.

Keywords: gastropods, bivalves, polyplacophores, trophic groups, macroalgae cover.

INTRODUCCIÓN

En el mesolitoral rocoso del mar Caribe los moluscos constituyen dentro de los invertebrados uno de los grupos de mayor riqueza de especies en México (González-Solis y Torruco, 2015; De la Cruz-Francisco *et al.*, 2017), Colombia (Rodríguez y Campos, 2013), Venezuela (Fernández y Jiménez, 2006; Fernández *et al.*, 2014) y Cuba (Diez y Jover, 2013; Jover *et al.*, 2014). Las cadenas tróficas de los moluscos en este hábitat están dominadas por bivalvos filtradores y gasterópodos herbívoros y carnívoros (Fernández y Jiménez, 2006). Además, la mayor riqueza y abundancia de moluscos está asociada a los lechos de macroalgas intermareales (Rodríguez y Campos, 2013; Jover *et al.*, 2014).

En las comunidades marinas la estructura trófica está conformada por organismos con diversos hábitos alimenticios que van desde herbívoros, carnívoros, omnívoros, detritívoros y suspensívoros o filtradores (Greenway, 1995). En la actualidad los estudios sobre estructura trófica están dirigidos fundamentalmente a las relaciones anatómicas del sistema digestivo y tipo de alimentación (Sigwart y Schwabe, 2017), interacciones algas-herbívoros (Johnson y Paine, 2016) y a evaluar la diversidad funcional (Donnarumma *et al.*, 2018). En el Caribe los trabajos que abordan la estructura trófica de los moluscos son puntuales limitados a las costas de Venezuela y Cuba. Estos trabajos se limitan a abordar abundancia de los grupos tróficos y las relaciones que se establecen entre ellos y las macroalgas donde habitan (Fernández y Jiménez, 2006; Capelo *et al.*, 2014; Cabrera y Jover, 2017).

Los moluscos son muy empleados como bioindicadores de contaminación en los ecosistemas marinos (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2007; Páez-Osuna y Osuna-Martínez, 2011). Ante la presencia de agentes contaminantes, los moluscos manifiestan diversas respuestas etológicas y fisiológicas a nivel de poblaciones o de comunidad (Baqueiro-Cárdenas *et al.*, 2007). Además, las conchas de los gasterópodos y bivalvos manifiestan cambios en la estructura y composición que los convierten en buenos indicadores de la calidad ambiental (Harayashiki *et al.*, 2020).

La riqueza y abundancia de los moluscos del mesolitoral rocoso en la costa suroriental de Cuba ha sido objeto de estudio en la última década (Diez y Jover, 2013; Jover *et al.*, 2014; Jover y Diez, 2017). Según estos autores, la cobertura de las macroalgas se relaciona positivamente con la riqueza y la abundancia de especies de moluscos. Además, en el sublitoral de la bahía de Santiago de Cuba se consignó que la abundancia de herbívoros y suspensívoros estaba modulada por la distribución de las macroalgas (Cabrera y Jover, 2017). Sin embargo, para el mesolitoral rocoso no se ha determinado la variación espacial y temporal de la composición y estructura trófica de los moluscos para ambientes sometidos o no a la eutrofización.

OBJETIVOS

- Determinar la variación espacial y temporal en la abundancia de los grupos tróficos y la diversidad trófica de ensambles de moluscos en áreas del mesolitoral rocoso sometido o no a la eutrofización.
- Caracterizar la relación de la cobertura de las macroalgas con la abundancia de los grupos tróficos y diversidad trófica de ensambles de moluscos en áreas del mesolitoral rocoso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Las cuatro localidades de estudio se ubican en el municipio Santiago de Cuba en la costa suroriental (Fig. 1). La descripción detallada de las localidades aparece en Jover *et al.* (2014). El criterio de selección de las localidades responde a que en ellas están representados la diversidad de hábitats del mesolitoral rocoso de la costa suroriental.

La ubicación geográfica es la siguiente: Siboney, 19°57'32''N y 75°42'15''W; Aguadores, 19°57'51.5''N y 75°49'47.2''W; La Socapa, 19°57'53.02''N y 75°56'26.45''W y Mar Verde, 19°57'32.72''N y 75°57'23.34''W. Las cuatro localidades de muestreo están afectadas por actividades antrópicas. Sin embargo, Aguadores y La Socapa y La Socapa presentan aguas altamente eutrofizadas, producto de las elevadas concentraciones de nutrientes provenientes de la cuenca de del río San Juan y la bahía de Santiago de Cuba respectivamente (Gómez *et al.*, 2001; Nazario *et al.*, 2010).

Muestreo. Los muestreos en las cuatro localidades del sector Siboney-Mar Verde se realizaron entre marzo del 2013 y febrero del 2014, con una frecuencia bimestral. Los detalles de las campañas de muestreo se describen en Jover *et al.* (2014). En cada localidad se empleó como unidad de muestreo una cuadrícula de metal de 25 cm de lado (área = 625 cm²), con 10 repeticiones por localidad, separadas por 5 m una de la otra (Olabarria *et al.*, 2001; Fernández y Jiménez, 2006). En cada cuadrante se identificaron *in situ*, siempre que fue posible, las especies de moluscos. Las que no, se recolectaron para su identificación en el laboratorio. Además, se estimó la cobertura de macroalgas *de visu* siguiendo una escala de recubrimiento de intervalos de 5 % (Veiga, 1999).

Procesamiento de las muestras. En el laboratorio se lavaron las muestras con agua dulce y se retiraron los restos de las macroalgas y se procedió a la identificación y cuantificación de los moluscos. Para la determinación de las especies se utilizó la bibliografía especializada, entre las que figuran Espinosa *et al.* (2006, 2007, 2012) y Warmke y Abbott (1961). La legitimación de los nombres de los grupos taxonómicos se realizó según el Registro Mundial de Especies Marinas (WoRMS, 2020). Las especies fueron clasificadas en cuatro grupos tróficos: suspensívoros, herbívoros ramoneadores de superficie, herbívoros ramoneadores del talo y carnívoros a partir de la información disponible en Todd (2001).

Análisis de los datos. Para determinar las variaciones de la diversidad trófica de los moluscos del mesolitoral rocoso se empleó el Índice de Diversidad Trófica (IDT), de acuerdo a Herrera (1976). El mismo se calculó para cada muestreo como 1-IDT, según lo propuesto por Danovaro *et al.* (2009). En donde $IDT = g_1^2 + g_2^2 + \dots + g_n^2$, donde g es la abundancia proporcional de un grupo trófico y n es el número de grupos tróficos. La abundancia proporcional para cada grupo trófico se determinó como $p_i = n_i/N$, en donde p_i = abundancia proporcional de la i ésima especie, n_i = número de individuos de la especie i y N = número total de individuos para todas las S especies en el ensamble. Las diferencias espaciales (nivel de eutrofización y localidades) y temporales (época climática y meses) de la diversidad trófica de los moluscos se determinó mediante un PERMANOVA de dos vías sobre una matriz de similitud de Bray-Curtis (Anderson, 2001). La significación estadística de cada escala fue detectada con el empleo de 99 999 permutaciones ($P < 0.05$). El mismo se realizó con el programa estadístico PAST v4.03 (Hammer *et al.*, 2001). La relación entre la cobertura de macroalgas y la abundancia de grupos tróficos y el índice de diversidad trófica se determinó mediante una correlación de rangos de Spearman. La correlación se realizó con el paquete “corrplot” de R v3.6.3 (Taiyun y Simko, 2017).

RESULTADOS

Los ensambles de moluscos del mesolitoral rocoso del municipio Santiago de Cuba, se agruparon en cuatro tipos de categorías tróficas: suspensívoros, carnívoros, herbívoros ramoneadores de superficie y herbívoros ramoneadores de talos. La mayor riqueza de especies está incluida en el grupo de los herbívoros ramoneadores de superficie (19), seguida por los carnívoros (7), luego los herbívoros ramoneadores de talos (6) y por último los suspensívoros (4) ver Tabla I. En los gasterópodos se detectaron las cuatro categorías tróficas, mientras que todas las especies de poliplacóforos resultaron herbívoras ramoneadoras de superficie y los bivalvos como suspensívoros.

Los moluscos herbívoros ramoneadores de superficie fueron los de mayor abundancia relativa en todas las localidades de muestreo (Tabla II). Las categorías tróficas herbívoros ramoneadores de talos, carnívoros y suspensívoros le siguieron en orden descendentes. En Aguadores se consigna la mayor abundancia de moluscos carnívoros (0.17 ± 0.17) y suspensívoros (0.36 ± 0.15). Los herbívoros ramoneadores de superficie fueron además los más abundantes en las zonas no sometidas a la eutrofización, sin embargo, los otros grupos tróficos resultaron de mayor abundancia en las zonas eutrofizadas.

La diversidad trófica no mostró diferencias significativas entre las localidades de muestreo (PERMANOVA, $F = 0.3633$; $P = 0.34145$) y las zonas sometidas o no a la eutrofización (PERMANOVA, $F = 0.59945$; $P = 0.16729$). En Mar Verde se obtuvo la menor diversidad trófica (0.31 ± 0.20), mientras que para Aguadores fueron los mayores valores (0.66 ± 0.06). En las zonas eutrofizadas se registraron los mayores valores de diversidad trófica (Fig. 2).

Los moluscos herbívoros ramoneadores de superficie fueron los más abundantes en todos los meses de muestreo, con valores medios de abundancia relativa entre 0.54–0.63 (Tabla III). Sin embargo, los ramoneadores de talos presentaron mayor abundancia en el periodo de junio a diciembre, mientras los moluscos carnívoros solo fueron abundantes en abril y junio. La abundancia relativa para los suspensívoros varió entre 0.12–0.28 y los mayores valores se registraron en agosto (0.26) y octubre (0.28). Los moluscos herbívoros presentaron mayor abundancia relativa en la época poco lluviosa, sin embargo, los carnívoros y suspensívoros abundaron más en la época lluviosa.

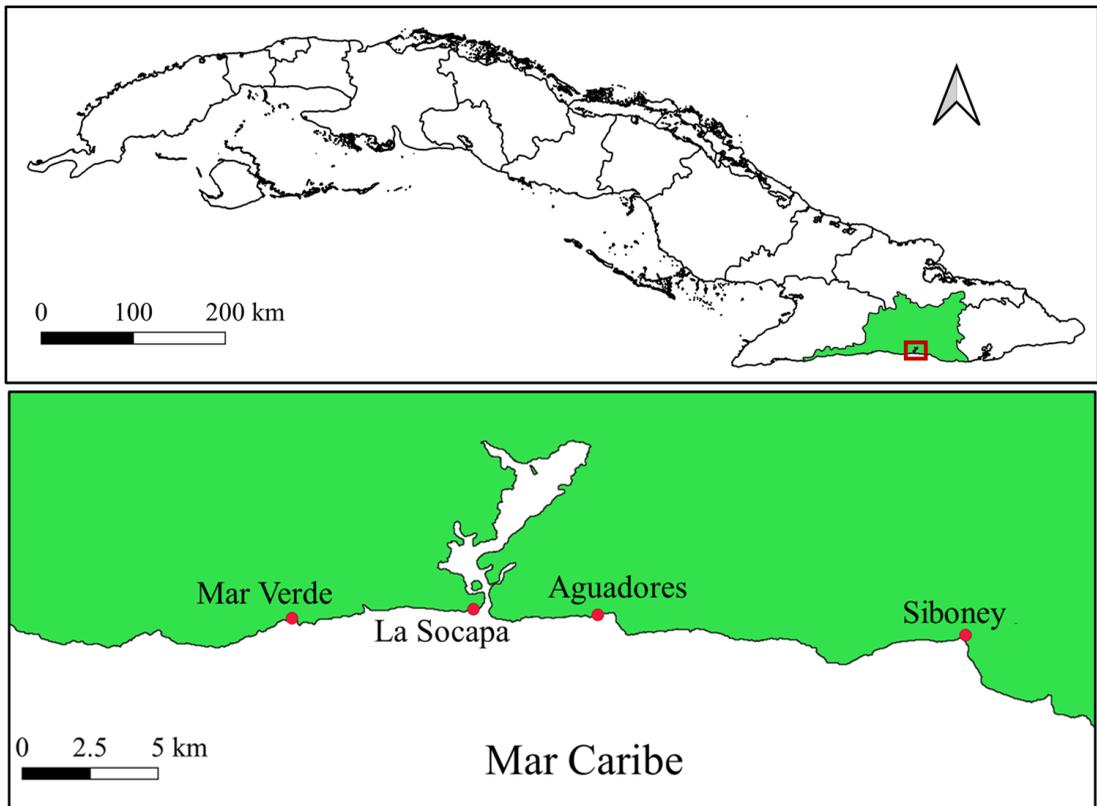


Figura 1. Mapa de las localidades de muestreo de los moluscos en el mesolitoral rocoso de la costa suroriental de Cuba.

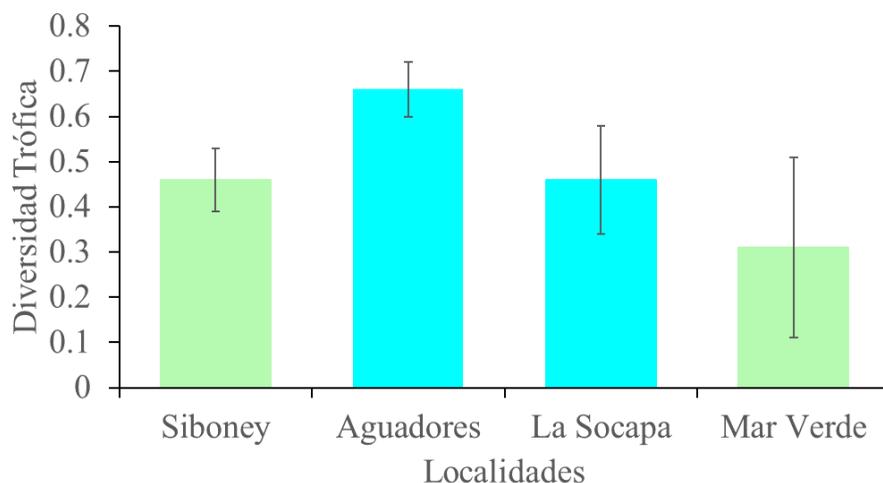


Figura 2. Variación espacial de la diversidad trófica de los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba. Verde = zonas no eutrofizadas, azul = zonas eutrofizadas y barra de error = desviación estándar.

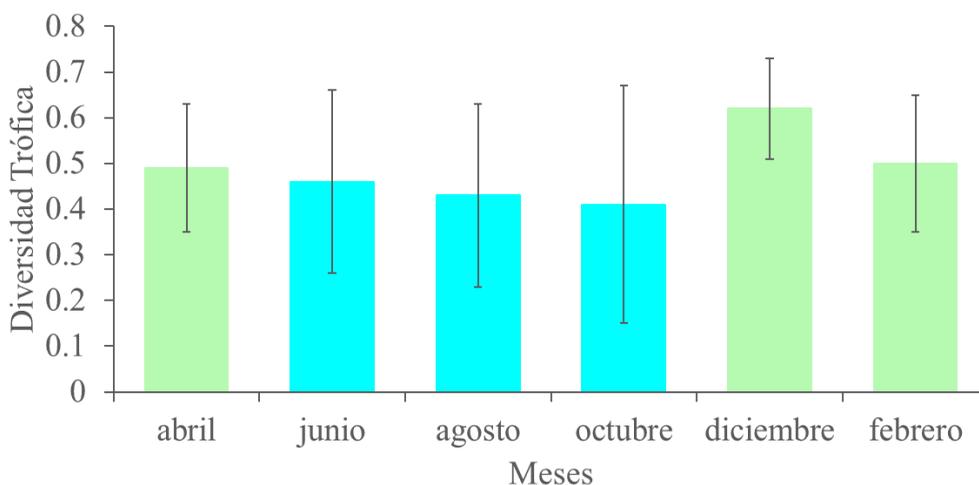


Figura 3. Variación temporal de la diversidad trófica de los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba. Verde = meses de la época poco lluviosa, azul = meses de la época lluviosa y barra de error = desviación estándar.

La diversidad trófica no mostró diferencias significativas entre los meses (PERMANOVA, $F = 0.38364$; $P = 0.067658$), pero si entre la temporada lluviosa y poco lluviosa (PERMANOVA, $F = 1.0546$; $P = 0.015808$). Los mayores valores se consignaron en diciembre (0.62), mientras que los más bajos en octubre (0.41). Para la época poco lluviosa se observaron los valores superiores medios de este índice (Fig. 3).

La relación de la variación del IDT y la abundancia de moluscos suspensívoros y herbívoros ramoneadores de talos es positiva con la cobertura de macroalgas en el mesolitoral rocoso de Santiago de Cuba (Tabla IV). Mientras que la relación entre los moluscos carnívoros y herbívoros ramoneadores de superficie y la cobertura de macroalgas fue negativa. Los valores de correlación más elevados se obtienen para los de hábito trófico suspensívoros con un coeficiente de correlación de 0.69. El coeficiente de correlación más bajo se muestra en los carnívoros y los herbívoros ramoneadores de talo con -0.22 y 0.24 respectivamente.

Tabla I. Categorías tróficas para los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba

Especie	Categoría Trófica
POLYPLACOPHORA	
<i>Acanthopleura granulata</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Chiton marmoratus</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Chiton squamosus</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Ceratozona squalida</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Acanthochitona astrigera</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
GASTROPODA	
<i>Lottia albicosta</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Lottia antillarum</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Lottia leucopleura</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Diodora listeri</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Fissurella barbadensis</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Fissurella nodosa</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Fissurella rosea</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Lucapinella limatula</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Cittarium pica</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Tegula hotessieriana</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Lithopoma caelatum</i>	Herbívoro ramoneador de talos
<i>Eulithidium adamsi</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Nerita tessellata</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Bittium varium</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Angiola lineata</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Echinolittorina angustior</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Echinolittorina ziczac</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Echinolittorina meleagris</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Petalconchus erectus</i>	Suspensívoro
<i>Seila adamsi</i>	Carnívoro
<i>Rhombinella laevigata</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Costoanachis sparsa</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Mitrella ocellata</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Decipifus sixaolus</i>	Herbívoro ramoneador de superficie
<i>Leucozonia nassa</i>	Carnívoro
<i>Vexillum puella</i>	Carnívoro
<i>Morula nodulosa</i>	Carnívoro
<i>Plicopurpura patula</i>	Carnívoro
<i>Stramonita rustica</i>	Carnívoro
<i>Vasula deltoidea</i>	Carnívoro
BIVALVIA	
<i>Hormomya exustus</i>	Suspensívoro
<i>Crassostrea virginica</i>	Suspensívoro
<i>Isognomon bicolor</i>	Suspensívoro

Tabla II. Variación espacial de la abundancia relativa de los grupos tróficos de los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba

Localidades	Abundancia relativa			
	HR–superficie	HR–talo	Carnívoro	Suspensívoro
Siboney	0.71 ± 0.06	0.12 ± 0.09	0.12 ± 0.04	0.06 ± 0.07
Aguadores	0.32 ± 0.1	0.15 ± 0.09	0.17 ± 0.17	0.36 ± 0.15
La Socapa	0.6 ± 0.26	0.09 ± 0.1	0.02 ± 0.01	0.3 ± 0.17
Mar Verde	0.81 ± 0.16	0.07 ± 0.06	0.01 ± 0.01	0.08 ± 0.07

HR–herbívoro ramoneador; Media ± Desviación estándar.

Tabla III. Variación temporal de la abundancia relativa de los grupos tróficos de los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba

Meses	Abundancia relativa			
	HR–superficie	HR–talo	Carnívoro	Suspensívoro
abril	0.63 ± 0.22	0.04 ± 0.01	0.14 ± 0.16	0.17 ± 0.11
junio	0.63 ± 0.27	0.12 ± 0.07	0.14 ± 0.19	0.12 ± 0.12
agosto	0.61 ± 0.27	0.11 ± 0.08	0.03 ± 0.04	0.26 ± 0.28
octubre	0.54 ± 0.41	0.15 ± 0.13	0.04 ± 0.06	0.28 ± 0.30
diciembre	0.54 ± 0.13	0.20 ± 0.02	0.07 ± 0.05	0.21 ± 0.06
febrero	0.66 ± 0.15	0.08 ± 0.09	0.06 ± 0.04	0.19 ± 0.05

HR–herbívoro ramoneador; Media ± Desviación estándar.

Tabla IV. Relación de la cobertura de algas con la abundancia de los grupos tróficos y el índice de diversidad trófica de los moluscos del mesolitoral rocoso en un gradiente de eutrofización de la costa suroriental de Cuba

	Variables	r ²
Cobertura de macroalgas	Carnívoros	-0.22
	Suspensívoros	0.69
	Herbívoros ramoneadores de superficies	-0.47
	Herbívoros ramoneadores de talos	0.24
	Índice de diversidad trófica	0.35

DISCUSIÓN

Los resultados evidencian que la diversidad trófica de los ensamblajes de moluscos parece definirse en base a las características ambientales de cada localidad, en el litoral rocoso de Santiago de Cuba. La presencia de un mesolitoral de lapíes con numerosas oquedades, grietas y otras irregularidades, permite el desarrollo de un manto de macroalgas heterogéneo en su composición y caracterizado por numerosas especies constantes (Jover *et al.*, 2009, 2012; Diez *et al.*, 2013). Estas características son propicias para el desarrollo de un ensamblaje de moluscos dominado por especies herbívoras, seguidas de suspensívoros y carnívoros (Quirós, 1998; Martínez *et al.*, 2015). Este patrón de abundancia de grupos tróficos coincide también con el encontrado en la costa norte de Mayabeque por Martínez *et al.* (2015). Además, se corresponde con la estructura trófica de ensamblajes de moluscos asociados en mantos de macroalgas (Antit *et al.*, 2013; Urra *et al.*, 2013).

La abundancia de moluscos carnívoros y suspensívoros en Aguadores puede estar dado por el enriquecimiento de materias orgánicas en sus aguas. Esta condición propicia el desarrollo de aguas ricas en fitoplancton. En mesolitorales rocosos de la costa venezolana, con características semejantes a las del área de estudio, Fernández y Jiménez (2006) encontraron el dominio de los filtradores seguidos por los carnívoros. Estos resultados son similares a los reportados por Villafranca y Jiménez (2004, 2006) para la región oriental de Venezuela.

La abundancia de herbívoros, está relacionada con el amplio rango de alimentación que poseen (Steneck y Watling, 1982; Alyakrinskaya, 2005). El mismo incluye microalgas, algas costrosas adheridas a las rocas, el talo de macrófitas (verdes, rojas y pardas) y detritus. Además, muchos animales aparecen accidentalmente en el tracto digestivo de moluscos herbívoros, no se sabe si son digeridos o los moluscos no pueden descartarlos y se ingieren junto a la arena y otras partículas no comestibles (Alyakrinskaya, 2005; Aguilera, 2011).

La gran abundancia de herbívoros ramoneadores de superficie en todas las localidades y meses de muestreo, está dada por las ventajas adaptativas que proporciona este tipo de alimentación a la vida en el mesolitoral (Good, 2004). Estos moluscos poseen una gran variabilidad en la estructura de la rádula, peso del músculo radular y cartilagos subradulares, que le permiten adaptarse a este tipo de hábitat (Alyakrinskaya, 2002, 2005). Este autor también encontró que estos moluscos poseen una amplia red vascular en el manto, permitiéndoles el desplazamiento y la alimentación durante el reflujó del agua, pues utilizan el oxígeno atmosférico en la respiración.

Los moluscos ramoneadores del talo de las macroalgas le siguen en valor de abundancia en todas las localidades de muestreo a las especies ramoneadoras de superficie. Este comportamiento puede estar dado por la presencia en estos moluscos de menos hemoglobina en el tejido respiratorio, fenómeno que dificulta la respiración área durante el periodo de desecación. Alyakrinskaya (2005) encontró que los moluscos que se alimentaban de fragmentos de macroalgas o de los propágulos suaves que crecen en el mesolitoral, poseían de 3–4 veces menos hemoglobina en el tejido respiratorio que los ramoneadores de superficie. Además, en la medida que aumenta la complejidad estructural de las algas se dificulta el forrajeo, por lo que la abundancia de estos moluscos disminuye (Steneck y Watling, 1982; Whittington-Jones, 1997; Helmuth y Hofmann, 2001). Mientras que la mayor abundancia de estos moluscos, en los meses de junio a diciembre, ocurre justo después del pico de mayor abundancia de macroalgas consignado para el oriente de Cuba (Jover *et al.*, 2012; Diez *et al.*, 2013).

La relación de la cobertura de macroalgas con la abundancia de moluscos herbívoros ramoneadores de superficie fue negativa mientras que la de los ramoneadores de talo positiva. Fenómeno asociado a las diferencias en la forma de alimentación de estos moluscos herbívoros (Lubchenco y Gaines, 1981). Los ramoneadores de superficies, como los polioplacóforos, poseen

rádulas musculosas y con dientes mineralizados que les permiten una mayor versatilidad y alimentarse de propágulos de macroalgas de diversos grupos (Sigwart y Schwabe, 2017). Por el contrario los ramoneadores de talo su rádula es en forma de rastrillo que les permite alimentarse de algas de mayor complejidad estructural (Steneck y Watling, 1982).

Los gasterópodos carnívoros presentes en este estudio pertenecen a la familia Muricidae, que son comunes y pocos abundantes en el mesolitoral (Quirós, 1998; Antit *et al.*, 2013; Martínez *et al.*, 2015). Estos se alimentan de bivalvos, gasterópodos y otros animales mesolitorales (Sørensen, 2012). La baja abundancia comparada con los moluscos herbívoros, se debe a la disponibilidad de alimentos y a las modificaciones en el aparato radular. Además, estas especies se caracterizan por estar menos adaptadas a la desecación (Alyakrinskaya, 2002, 2004). Estas razones permiten que estos moluscos carnívoros sean más abundantes en ambientes sublitorales, razón por la que su relación con la cobertura de macroalgas intermareales sea baja (Díaz y Puyana, 1994; Quirós, 1998). Aunque el pico de abundancia en el periodo abril-junio y la relación positiva con la cobertura de macroalgas, responde a la abundancia de juveniles, como resultado de los picos de reclutamientos consignados para estos periodos que encuentran entre el talo de las macroalgas alimento y refugio (Areces *et al.*, 1992; Ouisse *et al.*, 2012).

La elevada abundancia de los moluscos suspensívoros en las localidades sometidas a la eutrofización y en los meses de la época lluviosa se debe a un incremento de la materia orgánica en suspensión, posibilitando una mayor disponibilidad de alimentos. El enriquecimiento de nutrientes en los litorales costeros trae como consecuencia una mayor riqueza de fitoplancton y alimento para los organismos que se alimentan de materia orgánica en suspensión (Prins *et al.*, 1996). En ecosistemas del mar Caribe, que presentan enriquecimiento de nutrientes, se observa un dominio de especies suspensívoras (Olabarria *et al.*, 2001; Fernández y Jiménez, 2006).

La fuerte relación positiva entre la abundancia de estos moluscos carnívoros con la cobertura de macroalgas puede estar dada por la estructura del manto de macroalgas. La complejidad estructural de las macroalgas favorece el aumento de microhábitats, estrategias de alimentación y refugios para diversos estadios del ciclo reproductivo (Urra *et al.*, 2013). Además, el talo de las macroalgas contribuye a aumentar el flujo del agua y de las partículas en suspensión (Bell y Williamson, 2017). La relación positiva de la abundancia de suspensívoros ha sido reportada recientemente en el sublitoral de la bahía de Santiago de Cuba (Cabrera y Jover, 2017).

El índice de diversidad trófica en los ensambles de moluscos estudiados no presenta diferencias significativas entre las localidades, meses y zonas sometidas o no a la eutrofización. Sin embargo las descargas de aguas ricas en nutrientes y las características presentes en el litoral de Aguadores favorecen el aumento de la diversidad trófica. En la bahía de Santiago, ecosistema eutrofizado, se ha consignado los mayores valores de diversidad trófica en moluscos asociados a macroalgas en localidades con sustrato rocoso y riqueza de grupos morfofuncionales de macroalgas (Cabrera y Jover, 2017). Se distingue la existencia de diferencias significativas de la diversidad trófica entre la temporada lluviosa y la poco lluviosa. Los valores de diversidad trófica son explicados por la abundancia de moluscos herbívoros en todas las localidades y meses en el área de estudio. Este grupo de moluscos son determinantes en la estabilidad del intermareal rocoso debido a su nicho trófico (Paine, 2002; Hunt y McKinnell, 2006). Las diferencias están asociadas a las variaciones temporales y espaciales que tienen los suspensívoros y carnívoros.

En el litoral rocoso de Santiago de Cuba la diversidad trófica del ensamble de moluscos está asociada de manera moderada con la cobertura de macroalgas. En general los lechos de macroalgas y vegetación submarina favorecen la diversidad trófica al propiciar el establecimiento de los diversos grupos tróficos (Antit *et al.*, 2013; Urra *et al.*, 2013; Lolas *et al.*, 2018).

Estos resultados evidencian la importancia de los lechos de macroalgas en la estabilidad y en la conservación de la diversidad funcional en los ecosistemas litorales. Futuras investigaciones encaminadas en determinar las preferencias de los grupos tróficos por las macroalgas del mesolitoral rocoso, permitirán dilucidar las relaciones entre estas especies.

CONCLUSIÓN

Los ensambles de moluscos en lechos de macroalgas del mesolitoral rocoso en Santiago de Cuba están dominados por una mayor riqueza de especies herbívoras, seguidas de carnívoras y suspensívoras. La mayor abundancia proporcional se consignó para los moluscos ramoneadores de superficie con 0.6, seguida por la de suspensívoros con 0.2. En la localidad de Aguadores, sometida a la eutrofización, se observó la mayor abundancia en todos los grupos tróficos y una diversidad trófica de 0.66. La estructura trófica de estos ensambles está modulada por la cobertura de macroalgas.

AGRADECIMIENTOS

Al programa de Maestría de Zoología y Ecología Animal de la Universidad de La Habana por el desarrollo de la investigación. A los comentarios y sugerencias realizadas por Yander L. Diez, Adrian D. Trapero y Bernardo Reyes Tur, quienes ayudaron al desarrollo de estos resultados.

LITERATURA CITADA

- Aguilera, M. A. 2011. The functional roles of herbivores in the rocky intertidal systems in Chile: A review of food preferences and consumptive effects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 84 (2): 241–261.
- Alyakrinskaya, I. O. 2002. Morphobiochemical adaptations to life on littoral in some sedentary gastropods. *Biology Bulletin*, 29 (4): 394–403.
- Alyakrinskaya, I. O. 2004. Adaptations of certain Mediterranean mollusks to living in the littoral zone. *Biology Bulletin*, 31 (4): 406–415.
- Alyakrinskaya, I. O. 2005. Morphological and biochemical adaptations to feeding in some herbivorous gastropods. *Biology Bulletin*, 32 (1): 57–64.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26 (1): 32–46.
- Antit, M., A. Daoulatli, J. L. Rueda y C. Salas. 2013. Temporal variation of the algae-associated molluscan assemblage of artificial substrata in Bay of Tunis (Tunisia). *Mediterranean Marine Science*, 14 (2): 390–402.
- Areces, J., V. Valle, D. Ibarzabal, J. Pol y L. Hernández. 1992. Características generales de la fauna asociada a cuatro especies de macroalgas del mesolitoral cubano. *Ciencias Biológicas*, 25: 119–131.
- Baqueiro-Cárdenas, E. R., L. Borabe, C. G. Goldaracena-Islas y J. Rodríguez-Navarro. 2007. Los moluscos y la contaminación: una revisión. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 1–7.

- Bell, J. E. y J. E. Williamson. 2017. Positive Indirect Interactions in Marine Herbivores and Algae. *Herbivores*, 1: 135–153.
- Cabrera, A. y A. Jover. 2017. Diversidad trófica de moluscos asociados a macroalgas en el sublitoral de la bahía de Santiago de Cuba. *Amici Molluscarum*, 25 (1–2): 7–18.
- Capelo, J. C., M. Rada, M. Sole, J. Buitrago, S. Grune y J. Narvaez. 2014. Los moluscos marinos litorales del norte de la península de Macanao, isla de Margarita, Venezuela. *Amici Molluscarum*, 22 (1): 29–44.
- Danovaro, R., S. Bianchelli, C. Gambi, M. Mea y D. Zeppilli. 2009. α -, β -, γ -, δ -and ϵ -diversity of deep-sea nematodes in canyons and open slopes of Northeast Atlantic and Mediterranean margins. *Marine Ecology Progress Series*, 396: 197–209.
- De la Cruz-Francisco, V., R. E. Orduña-Medrano, J. E. Paredes-Flores, R. I. Vázquez-Estrada, M. González-González y L. Flores-Galicia. 2017. Una aproximación a la florística y faunística de la costa rocosa El Pulpo, Cazonos, Veracruz, México. *CICIMAR Océánides*, 32 (1): 39–58.
- Díaz, J. M. y M. Puyana. 1994. *Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado*. COLCIENCIAS, Fundación Natura e INVEMAR, Bogotá, Colombia. 291 pp.
- Diez, Y. L. y A. Jover. 2013. Lista y distribución de los moluscos marinos de Santiago de Cuba, costa suroriental de Cuba. *Amici Molluscarum*, 21 (1): 23–38.
- Diez, Y. L., A. Jover, A. M. Suárez, L. M. Gómez y M. T. Fujii. 2013. Distribution of epiphytic macroalgae on the thalli of their hosts in Cuba. *Acta Botanica Brasilica*, 27 (4): 815–826.
- Donnarumma, L., R. Sandulli, L. Appolloni, J. L. Sánchez-Lizaso y G. F. Russo. 2018. Assessment of structural and functional diversity of mollusc assemblages within vermetid bioconstructions. *Diversity*, 10 (3): 96; <https://doi.org/10.3390/d10030096>
- Espinosa, J., J. Ortega, M. Caballer y L. Moro. 2006. Moluscos marinos de la península de Guanacabibes, Pinar del Río, Cuba, con la descripción de nuevos taxones. *Avicennia*, 18: 1–83.
- Espinosa, J., J. Ortega, R. Fernández-Garcés y 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., 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.
- Fernández, J. y 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 y 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 (3): 947–956.

- Gómez, L., Y. Larduet y N. Abrahantes. 2001. Contaminación y biodiversidad en ecosistemas acuáticos. El fitoplancton de la bahía de Santiago de Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 22 (3): 191–197.
- González-Solis, A. y D. Torruco. 2015. Fauna y flora intermareal de las costas rocosas de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63 (4): 943–958.
- Good, T. P. 2004. Distribution and abundance patterns in Caribbean rocky intertidal zones. *Bulletin of Marine Science*, 74 (2): 459–468.
- Greenway, M. 1995. Trophic relationships of macrofauna within a Jamaican seagrass meadow and the role of the echinoid *Lytechinus variegatus* (Lamarck). *Bulletin of Marine Science*, 56 (3): 719–736.
- Hammer, Ø., D. A. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4 (1): 1–9.
- Harayashiki, C. A. Y., Márquez, F., E. Cariou y I. B. Castro. 2020. Mollusk shell alterations resulting from coastal contamination and other environmental factors. *Environmental Pollution*, 265: 114881.
- Helmuth, B. S. y G. E. Hofmann. 2001. Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *The Biological Bulletin*, 201 (3): 374–384.
- Herrera, C. M. 1976. A trophic diversity index for presence–absence food data. *Oecologia*, 25 (2): 187–191.
- Hunt Jr, G. L. y S. McKinnell. 2006. Interplay between top–down, bottom–up, and wasp–waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 68 (2–4): 115–124.
- Johnson, L. E. y R. T. Paine. 2016. Consistency in a marine algal–grazer interaction over multiple scales. *Journal of Phycology*, 52 (6): 942–950.
- Jover, A., G. Jover y N. Viña. 2009. Variación espacio–temporal de la composición de macroalgas del mesolitoral rocoso del sector Aguadores, plataforma suroriental, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 30 (1): 3–9.
- Jover, A., L. M. Reyes de Armas, L. Gómez, y A. M. Suárez. 2012. Variación espacial y temporal de las macroalgas del mesolitoral rocoso en Aguadores–Baconao, Cuba I: composición. *Revista de Investigaciones Marinas*, 32 (1): 38–49.
- Jover, A. y Y. Diez. 2017. Abundancia de moluscos en mantos de macroalgas del mesolitoral rocoso en la costa suroriental de Cuba. *Amici Molluscarum*, 25 (1–2): 27–43.
- Jover, A., Y. Diez y D. Tamayo. 2014. Composición de los moluscos de la zona fital del mesolitoral rocoso en Santiago de Cuba. *Amici Molluscarum*, 22: 7–19.
- Lolas, A., C. Antoniadou y D. Vafidis. 2018. Spatial variation of molluscan fauna associated with *Cystoseira* assemblages from a semi–enclosed gulf in the Aegean Sea. *Regional Studies in Marine Science*, 19: 17–24.

- Lubchenco, J. y S. D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant–herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12 (1): 405–437.
- Martínez, E., J. Sánchez, A. Alba y A. Vázquez. 2015. Changes in Structure and Composition of Two Communities of Rocky Shores Molluscs Exposed to Different Human Impact in Playa Jibacoa, Cuba. *Journal of Ecosystem & Ecography*, 5: 162. <https://doi.org/10.4172/2157-7625.1000162>
- Nazario, L., M. Cabrales, J. Fajardo, I. Camps y A. Miralles. 2010. Estudio de la contaminación de la cuenca del río San Juan y su influencia en la zona costera. *Tecnología Química*, 24 (2): 72–78.
- Olabarría, C., J. Caraballo y C. Vega. 2001. Cambios espacio–temporales en la estructura trófica de asociaciones de moluscos del intermareal rocoso en un sustrato tropical. *Ciencias Marinas*, 27 (2): 235–254.
- Ouisse, V., R. Riera, A. Migné, C. Leroux y D. Davoult. 2012. Food web analysis in intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities in winter and summer. *Marine Biology*, 159 (1): 165–175.
- Páez-Osuna, F. y C. Osuna-Martínez. 2011. Biomonitores de la contaminación costera con referencia a las costas mexicanas: una revisión sobre los organismos utilizados. *Hidrobiológica*, 21 (3): 229–238.
- Paine, R. T. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science*, 296 (5568): 736–739.
- Prins, T. C., A. C. Smaal, A. J. Pouwer y N. Dankers. 1996. Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series*, 142: 121–134.
- Quirós, A. 1998. *Moluscos del litoral rocoso cubano y manifestación de factores ambientales en el gradiente de zonación*. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de la Habana, La Habana, Cuba, 78 pp.
- Rodríguez, J. Q. y N. H. Campos. 2013. Moluscos asociados a ensamblajes macroalgales en el litoral rocoso de Córdoba, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 42 (1): 101–120.
- Sigwart, J. D. y E. Schwabe. 2017. Anatomy of the many feeding types in polyplacophoran molluscs. *Invertebrate Zoology*, 14: 205–216.
- Sørensen, A. M. 2012. Distribution, diversity, and abundance patterns of intertidal benthic molluscs on rocky shores (Phuket Island, Thailand). *The Thailand Natural History Museum Journal*, 6: 113–128.
- Steneck, R. S. y L. Watling. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, 68 (3): 299–319.
- Taiyun W. y V. Simko. 2017. R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). <https://github.com/taiyun/corrplot> (accesado: 10 de junio, 2019).

- Todd, J. 2001. Introduction to molluscan life Habits databases. <http://porites.geology.uiowa.edu/database/mollusc/mollusclifestyles.htm> (accesado: 8 de abril, 2017).
- Urta, J., J. L. Rueda, A. M. Ramírez, P. Marina, C. Tirado, C. Salas y S. Gofas. 2013. Seasonal variation of molluscan assemblages in different strata of photophilous algae in the Alboran Sea (western Mediterranean). *Journal of Sea Research*, 83: 83–93.
- 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, 175 pp.
- Villafranca, S. y M. Jiménez. 2004. Abundancia y diversidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Bivalvia: Mytilidae) en Guayacán, Edo. Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 43: 65–76.
- Villafranca, S. y M. Jiménez. 2006. Comunidad de moluscos asociados al mejillón verde *Perna viridis* (Mollusca: Bivalvia) y sus relaciones tróficas en la costa norte de la Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 54: 135–144.
- Warmke, G. y R. Abbott. 1961. *Caribbean Seashells*. Livingston Publishing Company, Wynnewood, PA. 348 pp.
- Whittington-Jones, K. J. 1997. Ecological interactions on a rocky shore: the control of macroalgal distribution by intertidal grazers. Tesis de Doctoral, Rhodes University. 117 pp.
- World Register of Marine Species (WoRMS). 2020. World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org> (accesado: 12 de junio, 2020). <https://doi.org/10.14284/170>

[Recibido: 25 de agosto, 2020. Aceptado para publicación: 18 de noviembre, 2020]