

RELACIONES BIPARTITAS MACROALGAS EPIZOICAS-CANGREJOS
EN LECHOS DE MACROALGAS EN LA COSTA
SURORIENTAL DE CUBA**Epizootic macroalgae-crab bipartite relationships in macroalgae
beds on the southeastern coast of Cuba**Asiel Cabrera Gerrero^{1*,2}, Kider Garcés-Domínguez^{2a} y Abdiel Jover Capote^{1a,2}

¹Departamento 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. ajover@uo.edu.cu,
 <https://orcid.org/0000-0002-2040-6820>.

²Grupo Científico Estudiantil de Ecología Marina “Dra. María Elena Ibarra Martín” (EcoMar), Universidad de Oriente, Cuba. kider.garez@estudiantes.uo.edu.cu,  <https://orcid.org/0009-0003-0166-9259>.

*Para correspondencia: asiel.cabrera@uo.edu.cu,  <https://orcid.org/0000-0002-8858-0331>.

[Recibido: 15 de abril, 2024. Aceptado: 25 de junio, 2024]

RESUMEN

El exoesqueleto de los crustáceos constituye un sustrato adecuado para que las macroalgas marinas desarrollen epibiosis. Entre los años 2018 y 2023 se recolectaron 58 individuos de crustáceos con macroalgas sobre sus exoesqueletos en seis localidades de Santiago de Cuba. A partir de esta información, se creó una matriz de abundancia de macroalgas por especie de crustáceo para su análisis utilizando el paquete *bipartita* en R. La red de interacción mostró 25 macroalgas epizoóticas creciendo en el exoesqueleto de seis especies de crustáceos, con 55 interacciones. La macroalga *Lobophora variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira se registra por primera vez en aguas cubanas sobre *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818). La red macroalgas-crustáceos mostró baja especialización y alta robustez. Estas características son propias de interacciones mutualistas no obligatorias. Las interacciones se caracterizan por estar dominadas por especies periféricas, estas especies tienen el 82% de las interacciones dentro de su propio módulo. El 18% de las especies restantes son clave para la estructura de la red porque enlazan distintos módulos. Los valores de especialización, anidamiento y modularidad corresponden a los valores de vulnerabilidad y generalidad encontrados en la red macroalgas-crustáceos. Estos valores confirman que las macroalgas epizoóticas son generalistas en los lechos de macroalgas marinas.

Palabras clave: alga marina, epibiosis, crustáceo, modularidad, red bipartita.

ABSTRACT

The exoskeleton of crustaceans provides a suitable substrate for marine macroalgae to develop epibiosys. Between the years 2018 and 2023, 58 individuals of crustaceans with macroalgae on their exoskeletons were collected in six locations in Santiago de Cuba. Based



on this information, a matrix of macroalgae abundance per crustacean species was created for analysis using the bipartite package in R. The interaction network showed 25 epizoic macroalgae growing on the exoskeleton of six crustacean species, with 55 interactions. The macroalga *Lobophora variegata* (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira is recorded for the first time in Cuban waters on *Mithraculus sculptus* (Lamarck, 1818). The macroalgae-crustaceans network exhibited low specialization and high robustness. These characteristics are typical of non-obligatory mutualistic interactions. The interactions are characterized by being dominated by peripheral species, with these species having 82% of the interactions within their own module. The remaining 18% of species are key to the network structure as they link different modules. The values of specialization, nestedness, and modularity correspond to the vulnerability and generality values found in the macroalgae-crustaceans network. These values confirm that epizoic macroalgae are generalists in marine macroalgae beds.

Keywords: seaweed, epibiosys, crustacean, modularity, bipartite network.

INTRODUCCIÓN

Los lechos de macroalgas constituyen importantes hábitats marinos formados por algas pluricelulares que tienen la característica de desarrollar poblaciones densas (Duffy et al., 2019). Estos autores destacan, que los mismos se caracterizan por variar en su composición taxonómica, altura del dosel, estructura y función. De manera general, son un paisaje marino con estructura tridimensional, semejante al de las praderas de angiospermas marinas, en el cual habitan otras macroalgas, invertebrados y vertebrados (Duffy et al., 2019; Macreadie et al., 2017). Esta flora y fauna asociada encuentra, en estos hábitats, importantes recursos como son alimento y sustrato, además de condiciones favorables para la protección de depredadores, reproducción y desarrollo (Machado et al., 2019). Los anfípodos y otros crustáceos son el grupo faunístico con mayor número de especies y abundancia consignado para este tipo de hábitat (Christie et al., 2009).

En los mares tropicales, los lechos de macroalgas están compuestos por una gran variedad de algas que coexisten, pertenecientes a los phyla Chlorophyta, Rhodophyta y Ochrophyta (Tano et al., 2016). Adicionalmente, estos autores, plantean que los estudios de la fauna asociada a estos hábitats son escasos a pesar de la riqueza y diversidad que albergan. Dentro de la rica fauna se encuentran crustáceos que poseen la característica de que sobre sus exoesqueletos crece una diversa flora de macroalgas (Cabrera & Jover, 2022; de Carvalho et al., 2016; McLay, 2020). Estas macroalgas epizoicas son utilizadas por los cangrejos para camuflarse de los depredadores y como recurso alimenticio (Kilar & Lou, 1986; Sato & Wada, 2000). En general, para los mares tropicales existen evidencias puntuales que tienen como objetivo el análisis de las preferencias de los cangrejos sobre las especies de macroalgas que usan para camuflaje y/o alimentación (Guzmán, 1979; Kilar & Lou, 1986).

El análisis de las preferencias de los crustáceos por determinadas macroalgas se sustenta fundamentalmente en observaciones de campo (Cruz-Rivera, 2001; de Carvalho et al., 2016; McLay, 2020), estudios a escala de laboratorio (Vasconcelos et al., 2009) y con enfoque mixto (Guzmán, 1979; Kilar & Lou, 1986; Sato & Wada, 2000). En las dos últimas décadas, se ha incorporado el análisis de la teoría de redes como herramienta innovadora para explorar los mecanismos que regulan las asociaciones e interacciones bióticas (de Juan et al., 2023; Delmas et al., 2019; Márquez-Velásquez et al., 2021). A pesar de su generalización, no existen trabajos

que utilicen las redes de interacción para explicar las relaciones entre las macroalgas-animales y angiospermas marinas-animales (Manca et al., 2022).

Las preferencias de hábitat por diferentes grupos taxonómicos ha sido evaluada a través de las redes de interacción en paisajes terrestres (González-Espinoza & Manríquez-Morán, 2018; Marini et al., 2019) y marinos (de Juan et al., 2023; Hurtado-McCormick et al., 2020). Las redes de interacción reflejan la forma en que se relacionan y organizan las interacciones dentro de los ecosistemas, la selección diferencial de los recursos por las especies y el papel dentro de la comunidad (Bascompte & Jordano, 2007; Olesen et al., 2007). Por tanto, esta herramienta, permitiría explorar las relaciones entre las macroalgas epizoicas y los crustáceos para revelar su organización, estructura y preferencia. En la literatura publicada, los resultados que abordan la epibiosis sobre crustáceos en el Caribe se limita a estudios puntuales circunscritos a Venezuela (Tenia et al., 2016), Costa Rica (Guzmán, 1979) y Cuba (Cabrera & Jover, 2019, 2022; Ros & Suárez, 1980). Además, en esos trabajos solo se listan las especies epibióticas, se exponen elementos a escala de laboratorio del uso de esas especies en el camuflaje y se describen los patrones de diversidad taxonómica de las macroalgas epizoicas.

OBJETIVOS

- Caracterizar las interacciones de las macroalgas epizoicas en los exoesqueletos de crustáceos que habitan en lechos de macroalgas del litoral somero a través de la topología de redes de interacción bipartitas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de los datos

Los datos de la presente investigación se tomaron a partir de la información contenida en investigaciones realizadas en la costa de Santiago de Cuba en el periodo comprendido entre junio de 2018 y julio de 2019 por Cabrera y Jover (2019, 2022). Adicionalmente, se incorporaron a estos datos, los muestreos realizados en playa Aserradero en diciembre de 2023, ubicada en el municipio de Guama a 40 km al Oeste de Santiago de Cuba, la cual se caracteriza por poseer arenas terrígenas con parches densos de *Thalassia testudinum* y macroalgas de los géneros *Halimeda*, *Acetabularia*, *Valonia*, *Digenea* y *Gracilaria*. En total se muestrearon cinco localidades: Guaimaral (19°56'35"N; 76°46'17"W), La Ceiba (19°56'42"N; 76°44'48"W), Aserradero (19°59'23"N; 76°8'49"W), Mar Verde (19°57'32"N; 75°57'23"W) y Aguadores (19°57'51"N; 75°49'47"W). Todas se caracterizaron por presentar un litoral somero (0–3 m de profundidad) compuesto por un fondo rocoso con abundantes macroalgas y angiospermas marinas. Según Diez y Jover (2015), este tipo de hábitat en la plataforma marina cubana es el adecuado para que habiten crustáceos decápodos con macroalgas epizoicas.

La selección del sitio de muestreo, metodología de recolecta de los crustáceos y la cuantificación de la abundancia de las macroalgas epizoicas se realizó a partir del protocolo establecido en Cabrera y Jover (2022). Los datos provienen de 58 individuos recolectados, *Omalacantha bicornuta* (26), *Macrocoeloma trispinosum* (13), *Actaea bifrons* (8), *Mithraculus sculptus* (5), *Amphithrax aculeatus* (4) y *Neopisosoma angustifrons* (2). La legitimación de todas las categorías taxonómicas se realizó a través del World Register of Marine

Species (WoRMS, 2024) para los crustáceos y Algalbase (Guiry & Guiry, 2023) para las macroalgas. Para el ordenamiento taxonómico de las macroalgas se siguieron los criterios de Suárez et al. (2023).

Todas las interacciones registradas en los muestreos se consignaron en una matriz A_{ij} , donde las columnas (i) correspondieron a los crustáceos y las filas (j) a las macroalgas epizoicas. A cada casilla de la matriz se le asignó un valor igual a la sumatoria del porcentaje de cubrimiento de las macroalgas en el exoesqueleto de cada especie de crustáceo. Las matrices con valores de interacción ponderado permiten un análisis robusto (Schleuning et al., 2014; Vázquez et al., 2005).

Análisis de la red

En el análisis de las interacciones se construyó una matriz de adyacencia M (macroalga) $\times C$ (crustáceo), con valores de cobertura de macroalgas epizoicas. En el paquete Bipartita de R (Dormann et al., 2008, 2009) se calcularon métricas a nivel de la red, de grupo y de especie. Las abreviaturas y definiciones de cada una de las métricas se utilizaron según las propuestas por Dormann et al. (2009) y Antoniazzi et al. (2018) (Tabla I).

Las métricas usadas a nivel de la red fueron: conectancia, especialización, uniformidad de conexión, conexiones por especies, modularidad, y el anidamiento. A nivel de grupo se determinó la generalidad, vulnerabilidad y la robustez. Mientras que a nivel específico se determinó la especificidad para cada especie. Las métricas seleccionadas permiten caracterizar las interacciones entre los crustáceos y las macroalgas epizoicas a través del análisis de topología de redes (Antoniazzi et al., 2018)

Se utilizaron los valores de c - y z -score para identificar el papel funcional de las especies de macroalgas y crustáceos en la red de interacción, pues miden la conectividad de un nodo con otros nodos de un mismo módulo (z) y con nodos en otros módulos (c) (Guimerà et al., 2005; Olesen et al., 2007). Según estos autores las macroalgas epizoicas y los crustáceos se clasificaron como ‘periféricas’ ($z \leq 2.5$ y $c \leq 0.62$), ‘conectoras’ ($z \leq 2.5$ y $c > 0.62$), ‘concentradores de módulos’ ($z > 2.5$ y $c \leq 0.62$) y ‘concentradoras de red’ ($z > 2.5$ y $c > 0.62$). Mestre et al. (2021) define las especies periféricas como aquellas que muestran la mayoría de las interacciones dentro de su módulo, las conectoras tienen sus interacciones distribuidas con nodos de otros módulos, las concentradoras de módulos son buenas conectores dentro del módulo y las concentradoras de red son buenas conectoras tanto entre sus módulos como con otros módulos. Los concentradores de red, los concentradores de módulos y los conectores se consideraron especies clave que desempeñan un papel importante en la estabilidad, resistencia de la estructura y el funcionamiento de las redes de interacción.

Análisis estadístico

La significación estadística se determinó para seis métricas de estructura de la red (H'_2 , G , V , $NODF$, $wNODF$ y R) a través del algoritmo de Patefield (Blüthgen et al., 2006). A partir de la matriz observada se generaron matrices aleatorias en donde las especies con mayor número de interacciones seguían siendo las mismas en cada matriz aleatoria, pues solo se alteró la disposición de sus interacciones. Para cada conjunto de modelos nulos, se estimó el intervalo de confianza al 95%. Se consideraron significativos si los valores observados no estaban dentro

de los intervalos de confianza calculados ($p < 0,05$) (Dormann & Strauss, 2014). En estos análisis se generaron 1000 matrices aleatorias con la función *r2dtable* del paquete bipartite (Dormann et al., 2008). Adicionalmente, se estimó la modularidad (ΔQ) usando el índice QuanBiMo a partir de 100 repeticiones (Dormann & Strauss, 2014).

Tabla I. Definiciones de las métricas utilizadas en la red de interacción macroalgas epizoicas-cangrejos. Todas las definiciones fueron tomadas del paquete bipartita de R (Dormann et al., 2008).

Símbolo	Métrica	Definición
C	Conectancia	Razón entre el total de interacciones registradas y el número de interacciones posibles.
H'_2	Especialización	Este índice mide el grado de especialización de la red en una escala de 0-1, donde 1 indica que todas las especies de un grupo interactúan exclusivamente con una sola especie del otro grupo y viceversa, y 0 significa que la especialización recíproca está ausente.
E_2	Uniformidad de conexiones	Cuantifica qué tan equilibrada está la distribución de interacciones entre especies, según la diversidad de Shannon.
L_s	Conexiones por especies	Número de conexiones por especies
LD_s	Densidad de conexiones	Promedio de interacciones por nodos de la red.
G	Generalidad	La generalidad es la media del número de especies efectivas de macroalgas epizoicas por cangrejos, ponderado por los totales marginales (la suma de las filas).
V	Vulnerabilidad	La vulnerabilidad se define como la media del número de especies efectivas (medida de evaluar las especies que contribuyen significativamente a la estructura de la red, teniendo en cuenta la redundancia de sus interacciones) de cangrejos por especies de macroalgas epizoicas, ponderado por los totales marginales (suma de las columnas)
Q	Modularidad	Se determinó como los pesos de los bordes (fuerza de interacción de las conexiones entre los nodos) dentro de un módulo (subred con preferencia de interacción de las especies que los componen entre ellas, que con especies fuera de esa subred) son más altos que los pesos de los bordes fuera de los módulos a través del algoritmo QuanBiMo
NODF	Anidamiento	Para medir el anidamiento, calculamos la métrica del anidamiento basado en la superposición y relleno decreciente.
R	Robustez	Este descriptor indica la resiliencia del sistema ante la pérdida de especies (con valores de 0 a 1, siendo 1 un sistema totalmente robusto y cercano a 0 un sistema poco resiliente).
d	Especificidad	Es una métrica para conocer la especialización de cada especie basada en su selección aleatoria de recursos. El valor varía de 0 a 1, siendo 0 más generalista y 1 más especializada.

RESULTADOS

La red de interacción mostró que 25 macroalgas epizoicas crecen sobre el exoesqueleto de seis especies de crustáceos (Fig. 1). Se registra, en la misma, por primera vez para las aguas de Cuba a *Lobophora variegata* epizoica de *Mithraculus sculptus* en la playa de Aserradero. El análisis de anidamiento de esta red evidencia la existencia de 55 interacciones entre las macroalgas y los crustáceos, con un valor promedio de interacciones de 7.68 por especie (Tabla II). El número de interacciones observado entre el total de interacciones posibles en la red evidenció una conectancia de 0.32. Además, el valor del anidamiento de la matriz cualitativa 52.7 y la cuantitativa 21.39, fueron significativamente diferentes a las generadas por modelos nulos 63.96 y 39.91, respectivamente.

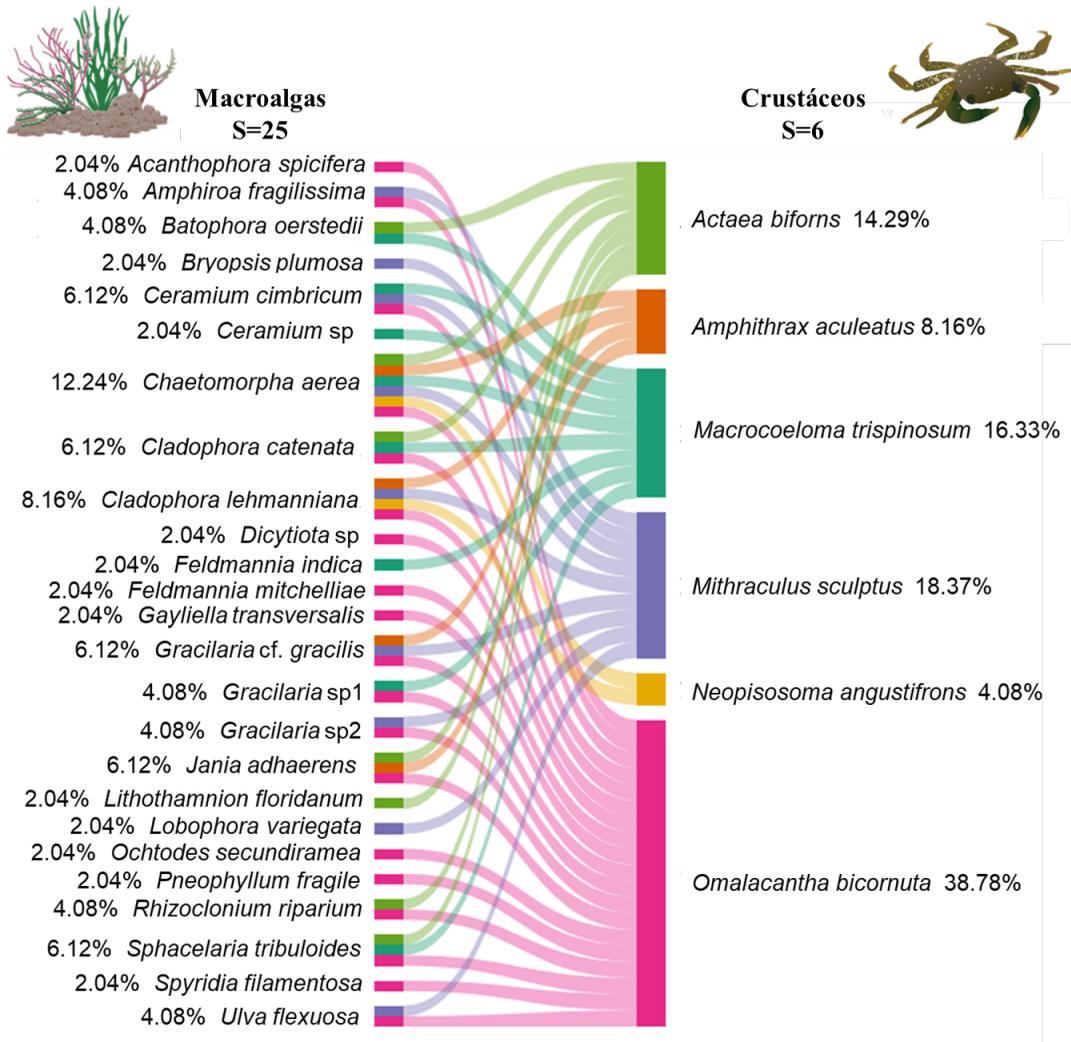


Figura 1. Red de interacción entre las macroalgas epizoicas y los cangrejos en el litoral somero de Santiago de Cuba. Los iconos se obtuvieron de <https://ian.umces.edu>.

Dentro de la red se observa que las clorofíceas *Chaetomorpha aerea* y *Cladophora lehmanniana*, son las especies que tienen el mayor número de interacciones con seis y cuatro, respectivamente. Mientras que 11 especies de macroalgas solo registraron una sola interacción. Por su parte entre los crustáceos, el de mayor número de interacciones fue *Omalacantha bicornuta*, con 19, y el de menor número fue *Neopisosoma angustifrons*, con dos. En los cuatro restantes el número de interacciones osciló entre cuatro y nueve interacciones.

El índice de especialización para la red de interacción macroalgas epizoicas-crustáceos mostró una tendencia a ser moderadamente especialista (cuando no todas las interacciones son estrictamente específicas), con un valor ($H'_2=0.45$) a nivel de la red. El número promedio de macroalga epizoica fue de 11.41 por especie de cangrejo y el de cangrejos por macroalgas fue de 2.45. Los valores de especialización, generalidad y vulnerabilidad para la red de interacción observada mostraron diferencias estadísticas significativas con la generada a través de modelos nulos (Tabla II). Además, la interacción entre las macroalgas epizoicas y los crustáceos es robusta ante la pérdida de especies ($R=0.81$).

Los valores de especificidad (d), a nivel de especies, mostraron interacciones más generalistas para las macroalgas (promedio=0.23) que para los crustáceos (promedio=0.54) (Tabla III). Lo que indica que los crustáceos son más especialistas que las macroalgas. Las macroalgas más especialistas son *B. plumosa*, *L. floridanum*, *F. indica* y *Ceramium* sp. Mientras que, entre los crustáceos, solo *Omalacantha bicornuta*, presentó valores de especificidad más cercanos a cero, siendo la especie más generalista.

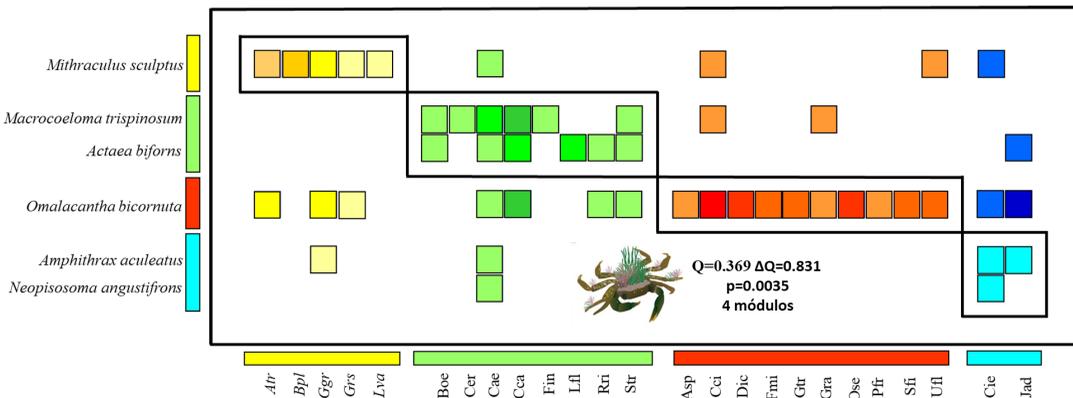


Figura 2. Módulos de la red de interacción entre las macroalgas epizoicas y los cangrejos en el litoral somero de Santiago de Cuba. Donde: **Dic**: *Dicytiota* sp.; **Str**: *Sphacelaria tribuloides*; **Fei**: *Feldmannia indica*; **Fmi**: *F. mitchelliae*; **Lva**: *Lobophora variegata*; **Jad**: *Jania adhaerens*; **Lfl**: *Lithothamnion floridanum*; **Pfr**: *Pneophyllum fragile*; **Afr**: *Amphiroa fragilissima*; **Cci**: *Ceramium cimbricum*; **Cer**: *Ceramium* sp.; **Asp**: *Acanthophora spicifera*; **Spf**: *Spyridia filamentosa*; **Ose**: *Ochtodes secundiramea*; **Gtr**: *Gelidiella transversalis*; **Ggr**: *Gracilaria cf. gracilis*; **Gra**: *Gracilaria* sp. 1; **Gr**: *Gracilaria* sp. 2; **Bpl**: *Bryopsis plumosa*; **Cae**: *Chaetomorpha aerea*; **Cle**: *Cladophora lehmanniana*; **Cca**: *Cladophora catenata*; **Rri**: *Rhizoclonium riparium*; **Boe**: *Batophora oerstedii*; **Ufl**: *Ulva flexuosa*.

En la red de interacción macroalgas epizoicas-crustáceos el índice de modularidad observado arrojó un valor de $Q=0.369$ y fue significativamente menor que el generado por el modelo nulo $\Delta Q=0.831$, agrupando las especies en cuatro módulos (Fig. 2). La baja modularidad se manifiesta en que ninguno de los módulos se encuentra completamente aislado, pues todos tienen interacciones fuera del módulo. Dos de ellos, están formados por una especie de crustáceo, *M. sculptus* y *O. bicornuta*, asociado a cinco y diez macroalgas epizoicas, respectivamente. Además, estos dos grupos evidenciaron interacciones con tres de los cuatro grupos definidos. Mientras que en los dos restantes grupos se conformaron con dos especies de crustáceos cada uno y mostraron interacción con todos los grupos. En el caso del módulo formado por *A. aculeatus* y *N. angustifrons* las interacciones más fuertes de las asociaciones de las macroalgas epizoicas agrupadas, *C. lehmanniana* y *J. adhaerens*, se establecen fuera del grupo.

En el análisis de los valores de conectividad de cada especie entre los módulos (c) y dentro de los módulos (z) no encontró especies que actuaran como centro de módulo ni de red (supergeneralista) (Fig. 3). Este análisis reconoció 21 macroalgas y cinco de crustáceos como especies periféricas. Mientras que el crustáceo *O. bicornuta* ($c=0.73$) y las macroalgas *C. lehmanniana* ($c=0.63$), *J. adhaerens* ($c=0.66$), *G. cf. gracilis* ($c=0.66$) y *C. aerea* ($c=0.72$) constituyen especies conectoras entre módulos.

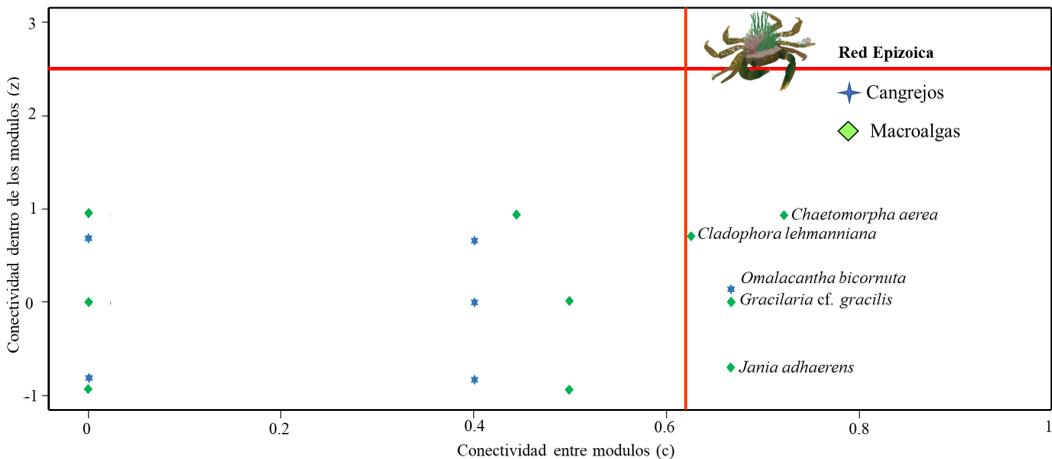


Figura 3. Funciones que desempeñan las macroalgas epizoicas y los cangrejos en la red según el grado de contribución de las especies a la conectividad entre módulos (c-score) y dentro de los módulos (z-score) de la red de interacción macroalgas epizoicas-cangrejos en el litoral somero de Santiago de Cuba. Las líneas en $z = 2.5$ y $c = 0.62$ definen los roles de las especies. El icono se obtuvo de <https://ian.umces.edu>.

Tabla II. Estructura y topología de la red de interacción macroalgas epizoicas-cangrejos en el litoral somero de Santiago de Cuba. * Valores significativos ($p < 0.05$).

Métrica	Valor observado	Valor esperado
Número de interacciones	55	-
Media del número de interacciones	7.68	-
Conectividad	0.32	-
NOFD	52.7*	63.96
Wnodf	21.39*	39.91
Especialización	0.45*	0.13
Generalidad	11.41*	4.31
Vulnerabilidad	2.45*	7.29
Robustez	0.81*	0.77

Tabla III. Valores de especificidad (d), contribución de las especies a la conectividad entre módulos (c-score) y dentro de los módulos (z-score) de la red de interacción macroalgas epizoicas-cangrejos en el litoral somero de Santiago de Cuba.

Especie	d	c-score	z-score
<i>Dicytiota</i> sp. (Hudson) J.V.Lamouroux	0.20	0	0
<i>Sphacelaria tribuloides</i> Menghini	0.14	0.44	0.93
<i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley & A. Bailey	0.42	0	-0.93
<i>Feldmannia mitchelliae</i> (Harvey) H. S. Kim	0.18	0	0
<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira	0.37	0	0
<i>Jania adhaerens</i> J. V. Lamouroux	0.20	0.66	-0.70
<i>Lithothamnion floridanum</i> Foslie	0.53	0	-0.93
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing	0.12	0	0
<i>Amphiroa fragilissima</i> (Linnaeus) J. V. Lamouroux	0.15	0.5	0
<i>Ceramium cimbricum</i> H. E. Petersen	0.09	0.66	0
<i>Ceramium</i> sp.	0.42	0	-0.93
<i>Acanthophora spicifera</i> (M. Vahl) Børgesen	0.12	0	0
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey	0.16	0	0
<i>Ochtodes secundiramea</i> (Montagne) M. Howe	0.20	0	0
<i>Gelidiella transversalis</i> W.R. Taylor	0.18	0	0

Especie	d	c-score	z-score
<i>Gracilaria cf. gracilis</i>	0.17	0.66	0
<i>Gracilaria</i> sp. 1	0.13	0.5	0
<i>Gracilaria</i> sp. 2	0.13	0.5	0
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	0.56	0	0
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing	0.19	0.72	0.93
<i>Cladophora lehmanniana</i> (Lindenberg) Kützing	0.27	0.63	0.70
<i>Cladophora catenata</i> Kützing	0.19	0.44	0.93
<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Kützing ex Harvey	0.17	0.5	-0.93
<i>Batophora oerstedii</i> J. Agardh	0.34	0	0.93
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	0.12	0.5	0
<i>Macrocoeloma trispinosum</i> (Latreille, 1825)	0.50	0.40	0.70
<i>Amphithrax aculeatus</i> (Herbst, 1790)	0.63	0.0	0.70
<i>Mithraculus sculptus</i> (Lamarck, 1818)	0.45	0.44	0
<i>Omalacantha bicornuta</i> (Latreille, 1825)	0.34	0.73	0
<i>Actaea bifrons</i> Rathbun, 1898	0.58	0.40	-0.7
<i>Neopisosoma angustifrons</i> (Benedict, 1901)	0.76	0.0	-0.7

DISCUSIÓN

Esta es la primera vez que se organiza una red de interacción macroalga epizoica-basibionte (cangrejo). Por lo que estos resultados constituyen una primera aproximación de la estructura y diversidad de interacciones que se establecen entre las macroalgas epizoicas y los crustáceos. En la literatura publicada solo existen evidencias de inventarios de la composición específica de la epibiosis (Cabrera & Jover, 2019; Ros & Suárez, 1980) y de los patrones de diversidad específica sobre los crustáceos (Cabrera & Jover, 2022).

La feofícea *Lophophora variegata* se caracteriza por colonizar una gran variedad de sustratos vivos y es común en los principales hábitats litorales a lo largo de toda la plataforma cubana (Suárez et al., 2015). Esta especie ha sido consignada como epífita en Cuba (Jover et al., 2020) y México (Quiroz-González et al., 2023). También, se ha reportado creciendo sobre conchas del molusco *Aliger gigas* (Linnaeus, 1758) (= *Lobatus gigas*) (Reyes de Armas, 2016) y octocorales (Sánchez et al., 2020). La amplia plasticidad de modos de vida de esta especie le permite poder colonizar también el exoesqueleto de *Mithraculus sculptus*.

En general, la red macroalgas-epizoica mostró valores de especialización bajos y valores altos de robustez, lo que es característico de interacciones mutualistas no obligadas (Thompson et al., 2013). Estos autores refieren que el valor de especialización (H'_2) en redes de mutualismos no obligado es bajo, al encontrar para peces limpiadores valores de 0.28 en St. Croix y 0.20 en Bonaire. Además, destacan en sus hallazgos que el valor de especialización

es elevado cuando las redes presentan interacciones mutualistas obligadas como son entre camarones y peces góbidos de 0.73 en Taiwán. La especialización de la red epizoica-cangrejo se asemeja a la de relaciones mutualistas terrestres como son la de los polinizadores (Mello et al., 2011); en donde existen especies que presentan muchas interacciones y otras con pocas generalmente asociado a procesos coevolutivos. Por lo que el valor de especialización encontrado es el resultado de la existencia de que el 44% de las macroalgas se asocian a un solo crustáceo. Esta coexistencia entre especies generalistas y especialistas dentro de la misma red desarrolla redes menos anidadas, más robusta y menos conectada (Dritz et al., 2023).

El análisis de la especialización a nivel específico reveló que las macroalgas que manifestaron un carácter más especialista son las especies con menor número de interacción y abundancia dentro de la red. En el caso de las macroalgas *F. indica* y *Ceramium* sp. (epizoicas sobre *M. trispinosum*) y *L. floridanum* (epizoica sobre *A. aculeatus*) su valor de especialización pueda estar dado por la distribución de su hospedero, pues ambos crustáceos solo han sido consignados en este estudio en una de las cinco localidades. De la misma manera en el caso de *B. plumosa* solo ha sido reportada en este estudio como epibiótica en localidades sometidas a la eutrofización como en Aguadores (Diez et al., 2013), a pesar de que se ha encontrado epífita de macroalgas, raíces de mangle y sobre angiospermas marinas en otras localidades con características muy diferentes (Jover et al., 2020; Quiroz-González et al., 2023). En los valores de especialización (d') para las macroalgas encontradas en la red coincide con el carácter generalista de estas especies, pues en las aguas alrededor de Cuba y el golfo de México son especies que no muestran especialización por el sustrato, sino que son capaces de colonizar diferentes sustratos duros bióticos y abióticos (Fredericq et al., 2009; Suárez et al., 2015).

El comportamiento decorador y la estructura del exoesqueleto (granulación y características de las setas) pueden determinar los valores de especialización (d') de los crustáceos en la red encontrada en el litoral somero de Santiago de Cuba. Especies con mecanismos de decoración activa como el que presentan *M. sculptus* y *O. bicornuta* las convierte en las especies más generalistas, al presentar un mayor número de interacciones. Pues además de poseer estructura del carapacho con gránulos y setas que favorecen la adhesión de las macroalgas activamente incorporan otras para el camuflaje y/o alimentación (Guzmán, 1979; McLay, 2020; Vasconcelos et al., 2009). Mientras que la complejidad estructural del carapacho, dado por la presencia de una superficie granulosa y setas favorece el asentamiento de una gran riqueza de macroalgas (Cruz-Rivera, 2001; Dvoretzky & Dvoretzky, 2022; Sato & Wada, 2000).

El hecho de que la red de interacciones entre macroalgas epizoicas en el exoesqueleto de crustáceos en el litoral somero de Santiago de Cuba se caracterice por presentar altos valores de anidamiento y modularidad, está condicionado por la baja conectancia que se manifiestan en este estudio. En redes para diferentes tipos de interacción, mutualistas, tróficas, antagonistas, se ha encontrado que en comunidades altamente conectadas solo suele manifestarse altos valores de anidamiento o modularidad (Delmas et al., 2019; Fortuna et al., 2010). El anidamiento depende de mecanismos neutrales de ensamblaje comunitario, mientras que la modularidad depende de la adaptación y la competencia local (Valverde et al., 2020). Estos autores encontraron la coexistencia entre la modularidad y el anidamiento en redes huésped-patógeno en diferentes hábitats. Estos resultados coinciden con lo encontrado por Quimbayo et al. (2018) para tres redes en ecosistemas marinos tropicales de peces limpiadores que no tenían especies mutualistas

obligadas en donde las especies generalistas interactúan con muchas otras especies, mientras que las especialistas interactúan con un subconjunto de las especies generalistas.

En la organización de las interacciones se identifican a las macroalgas epizoicas de los crustáceos más especialistas, como *A. aculeatus* y *N. angustifrons*, formando parte de la epibiosis de los crustáceos más generalistas como *M. sculptus* y *O. bicornuta*. Estos resultados evidencian la existencia de convergencia y complementariedad en el fenómeno de la epibiosis entre macroalgas y crustáceos. Pues, redes modulares se asocian a factores ecológicos (Schleuning et al., 2014) y evolutivos (Krasnov et al., 2012; Peralta, 2016), como pudiera ser la presencia de especies con misma ornamentación del carapacho, conducta de enmascaramiento o trófica para el caso de los crustáceos. Además, esto se reafirma por el anidamiento observado, pues patrones anidados se asocian a la convergencia y complementariedad entre especies (Peralta, 2016).

Los cuatro majoideos encontrados cada uno se ubica en un módulo diferente de la red de interacción en el mesolitoral somero de Santiago de Cuba. Esto pudiera deberse a que la distribución de estos cangrejos en los módulos responde patrones del comportamiento y características de la superficie del exoesqueleto. Pues *M. sculptus*, ubicada en el primer módulo, es una especie que generalmente se encuentra en sustratos duros, es agresiva, no presenta camuflaje y su carapacho es más o menos liso (Gutiérrez-Salcedo et al., 2007). En el módulo dos se encontró *M. trispinosum*, que se caracteriza por poseer una estructura compleja de setas en su carapacho que secretan una sustancia que pudiera servir como sustancia adhesiva (Lianos et al., 2022). Por su parte, *O. bicornuta*, sola en el tercer módulo, se caracteriza por utilizar sus epibiontes para camuflarse en el hábitat y como recurso en su alimentación (Guzmán, 1979; Kilar & Lou, 1984, 1986; Sato & Wada, 2000). Finalmente, en el último módulo se incluye *A. aculeatus*, que presenta granulación en el caparazón por la presencia de apéndices ambulatorios setosos y setas (Windsor & Felder, 2017).

En la red de interacción de las macroalgas epizoicas-crustáceos en el litoral somero de Santiago de Cuba, el 82% de las especies que se identificaron como periféricas, tienen la mayoría de sus enlaces dentro del grupo al que pertenecen y proporcionan mayor resiliencia frente a perturbaciones y/o pérdida de recursos. Solo el 18% de las especies constituyen especies claves en la estructura de la red, pues enlazan varios módulos y proporcionan una mayor estabilidad a la estructura de la interacción. Una estructura similar se ha encontrado en redes de interacción de macrofitas en hábitats dulceacuícolas, en donde hay un predominio de especies periféricas y pocas especies clave (Puche et al., 2020, 2021). El bajo porcentaje de especies conectoras se corresponde con lo planteado por Olesen et al. (2007) en redes de herbivoría y polinizadores.

Las macroalgas que enlazan varios módulos se caracterizan por vivir sobre diferentes sustratos vivos, animales (Cabrera & Jover, 2019, 2022; Quiroz-González et al., 2020; Reyes de Armas, 2016; Sánchez et al., 2020) y/o macrofitas (Diez et al., 2013; Jover et al., 2020; Quiroz-González et al., 2023). La presencia de rizoides (*C. lehmanniana* y *C. aerea*) o disco basal (*J. adhaerens* y *G. cf. gracilis*) como estructura de fijación favorece su adhesión al basibionte (Cabrera & Jover, 2022; Quiroz-González et al., 2020).

En el caso del crustáceo *O. bicornuta* (19 interacciones), es una especie de la familia Majidae caracterizada por presentar un carácter generalista para la selección de los elementos que utiliza en su decoración y dieta (Guzmán, 1979; Kilar & Lou, 1984, 1986). Aunque, hay que

destacar que probablemente *O. bicornuta* utilice en su camuflaje gran variedad de macroalgas a partir de la disponibilidad de ese recurso en el hábitat, como reserva alimenticia o a partir de la presión selectiva que ejerzan los peces omnívoros y herbívoros con los que comparte el hábitat como sucede en otros representantes de la misma familia (Cruz-Rivera, 2001).

Existe correspondencia entre los valores de especialización, anidamiento y modularidad con los de vulnerabilidad y generalidad encontrados en la red macroalgas-crustáceos. Por lo que los valores altos de generalidad indican que las macroalgas pueden desarrollarse encima de varios crustáceos. Mientras que la vulnerabilidad bajos indican que las algas son seleccionadas en general por pocas especies de crustáceos. Sin embargo, en un futuro para comprender mejor las interacciones macroalgas epizoicas-crustáceos sería necesario emplear redes multicapas para visualizar la estructura entre las macroalgas del hábitat-macroalgas epizoicas-crustáceos-peces, frecuentes en ecosistemas terrestres (Windsor, 2023). De esta manera se podría dilucidar si las algas presentes en la epibiosis se corresponden a las más frecuentes y abundantes en el hábitat. Además, incorporar el uso de rasgos funcionales en futuros análisis podría demostrar la interacción entre los rasgos de las especies y los procesos neutrales que estructuran la fauna epibiótica sobre crustáceos.

CONCLUSIONES

El carácter generalista de las macroalgas epizoicas sobre crustáceos en los mantos de macroalgas del sublitoral somero de Santiago de Cuba fue demostrado a través del empleo de las redes bipartitas. En donde el mayor número de interacciones y el carácter más generalista lo presentó *Omalacantha bicornuta*. Los valores de especialización y robustez confirman el tipo de interacción mutualista no obligada entre estos organismos.

AGRADECIMIENTOS

Al Grupo Científico Estudiantil de Ecología Marina Dra. María Elena Ibarra Martín “EcoMar” por el apoyo logístico para la realización de la investigación. Al proyecto “Valorisation of environmental scientific services for climate stress mitigation in eastern of Cuba” y a John Machell por el apoyo brindado durante la investigación. A Lisandra Lejan Salazar Torres, Katherin Dutel Sarracén y Yenifer Mesa Heredia por su ayuda en el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- Antoniazzi, R., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. In W. Dáttilo & V. Rico-Gray (Eds.), *Ecological networks in the tropics* (pp. 185–196). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). *Measuring specialization in species interaction networks*. 6(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>

- Cabrera, A., & Jover, A. (2019). Algas epibiontes en braquiuros (Crustacea) de dos pocetas intermareales en la costa suroriental de Cuba. *Novitates Caribaea*, 13, 13–21. <https://doi.org/10.33800/nc.v0i13.189>
- Cabrera, A., & Jover, A. (2022). Composition and diversity of epizoic macroalgae growing on crustaceans on the southeastern coast of Cuba. *Biologia*, 77(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00916-5>
- Christie, H., KM, N., & Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 221–233. <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v396/p221-233>
- Cruz-Rivera, E. (2001). Generality and specificity in the feeding and decoration preferences of three Mediterranean crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266(1), 17–31. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00334-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00334-3)
- de Carvalho, F. R. P., Rodrigues, R. de O., Barreto, R. E., & Costa, T. M. (2016). Decoration behaviour in a spider crab, *Acanthonyx scutiformis* (Dana, 1851) in relation to life stage, sex and algal species. *Crustaceana*, 89(6–7), 775–786. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003539>
- de Juan, S., Ospina-Alvarez, A., Hinz, H., Moranta, J., & Barberá, C. (2023). The continental shelf seascape: a network of species and habitats. *Biodiversity and Conservation*, 32(4), 1271–1290. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02552-8>
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V, Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16–36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Diez, Y., & Jover, A. (2015). List of marine crabs (Decapoda: Anomura and Brachyura) of shallow littoral of Santiago de Cuba, Cuba. *Check List*, 11(2), 1601. <https://doi.org/10.15569/11.2.1601>
- Diez, Y., Jover, A., Suárez, A. M., Gómez, L. M., & Fujii, M. T. (2013). Distribution of epiphytic macroalgae on the thalli of their hosts in Cuba. *Acta Botanica Brasilica*, 27(4), 815–826. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000400022>
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8(2), 8–11.
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90–98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>
- Dritz, S., Nelson, R. A., & Valdovinos, F. S. (2023). The role of intra-guild indirect interactions in assembling plant-pollinator networks. *Nature Communications*, 14(1), 5797. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-41508-y>

- Duffy, J. E., Benedetti-Cecchi, L., Trinanes, J., Muller-Karger, F. E., Ambo-Rappe, R., Boström, C., Buschmann, A. H., Byrnes, J., Coles, R. G., Creed, J., Cullen-Unsworth, L. C., Diaz-Pulido, G., Duarte, C. M., Edgar, G. J., Fortes, M., Goni, G., Hu, C., Huang, X., Hurd, C. L., ... & Yaakub, S. M. (2019). Toward a Coordinated Global Observing System for Seagrasses and Marine Macroalgae. *Frontiers in Marine Science*, 6, 317. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00317>
- Dvoretzky, A. G., & Dvoretzky, V. G. (2022). Epibiotic Communities of Common Crab Species in the Coastal Barents Sea: Biodiversity and Infestation Patterns. *Diversity*, 14(1), 6. <https://doi.org/10.3390/d14010006>
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Fredericq, S., Oh, T., Earle, S., Gurgel, C., Kravesky, D., Mateo-Cid, L., Mendoza-González, A., Norris, J., & Suárez, A. M. (2009). Seaweeds of the Gulf of Mexico. In D. Felder & D. Camp (Eds.), *Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota: Biodiversity* (pp. 187–260). Texas A&M University Press.
- González-Espinoza, J., & Manríquez-Morán, N. (2018). Preferencia de sustrato de los lacertilios diurnos del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2), 471–478. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2337>
- Guimerà, R., Mossa, S., Turttschi, A., & Amaral, L. A. N. (2005). The worldwide air transportation network: Anomalous centrality, community structure, and cities' global roles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(22), 7794–7799. <https://doi.org/10.1073/pnas.0407994102>
- Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2023). AlgaeBase. World-wide electronic publication. University of Galway. Available on <https://www.algaebase.org>; consultado en diciembre 8, 2023.
- Gutiérrez-Salcedo, J. M., Aguilar-Pérez, M. I., Bermúdez, A., Campos, N. H., & Navas-S., G. R. (2007). Estructura de la macrofauna de invertebrados presente en los nidos del pez *Malacanthus plumieri* (Bloch, 1786) (Perciformes: Malacanthidae) en la Bahía de Nenguange, Parque Nacional Natural Tayrona, Mar Caribe Colombiano. *Caldasia*, 29(2), 309–328.
- Guzmán, H. M. (1979). Comportamiento decorador con algas en el cangrejo *Microphrys bicornutus* Latreille (Majidae; Decapoda). *Revista de Biología Tropical*, 27(2), 321–327.
- Hurtado-McCormick, V., Kahlke, T., Krix, D., Larkum, A., Ralph, P. J., & Seymour, J. R. (2020). Seagrass leaf reddening alters the microbiome of *Zostera muelleri*. *Marine Ecology Progress Series*, 646, 29–44. <https://doi.org/10.3354/meps13409>
- Jover, A., Ramos, A., Cabrera, A., Suárez, A. M., Machell, J., & Pérez-Lloréns, J. L. (2020). Epiphytic macroalgae and hosts of the marine shelf of Cuba: Current status, composition and diversity. *Regional Studies in Marine Science*, 34, 101108. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101108>

- Kilar, J. A., & Lou, R. M. (1984). Ecological and behavioral studies of the decorator crab, *Microphrys bicornutus* Latreille (Decapoda: Brachyura): A test of optimum foraging theory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74(2), 157–167. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90083-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90083-2)
- Kilar, J. A., & Lou, R. M. (1986). The subtleties of camouflage and dietary preference of the decorator crab, *Microphrys bicornutus* Latreille (Decapoda: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101(1–2), 143–160. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(86\)90046-8](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90046-8)
- Krasnov, B. R., Fortuna, M. A., Mouillot, D., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., & Poulin, R. (2012). Phylogenetic Signal in Module Composition and Species Connectivity in Compartmentalized Host-Parasite Networks. *The American Naturalist*, 179(4), 501–511. <https://doi.org/10.1086/664612>
- Lianos, L., Mollemberg, M., Colavite, J., Lopes e Silva, A., Zara, F. J., & Santana, W. (2022). Much more than hooked: Setal adaptations for camouflage in *Macrocoeloma trispinosum* (Latreille, 1825) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Arthropod Structure & Development*, 66, 101132. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101132>
- Machado, G. B. O., Ferreira, A. P., & Leite, F. P. P. (2019). Testing the importance of predation refuge vs. food quality in determining the use of macroalgal hosts by a generalist marine mesograzer. *Marine Biology*, 166(5), 55. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3502-8>
- Macreadie, P. I., Jarvis, J., Trevathan-Tackett, S. M., & Bellgrove, A. (2017). Seagrasses and Macroalgae: Importance, Vulnerability and Impacts. In B. Phillips & M. Pérez-Ramírez (Eds.), *Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture* (pp. 729–770). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119154051.ch22>
- Manca, F., Mulà, C., Gustafsson, C., Mauri, A., Roslin, T., Thomas, D. N., Benedetti-Cecchi, L., Norkko, A., & Strona, G. (2022). Unveiling the complexity and ecological function of aquatic macrophyte–animal networks in coastal ecosystems. *Biological Reviews*, 97(4), 1306–1324. <https://doi.org/10.1111/brv.12842>
- Marini, L., Bartomeus, I., Rader, R., & Lami, F. (2019). Species–habitat networks: A tool to improve landscape management for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 56(4), 923–928. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13337>
- Márquez-Velásquez, V., Raimundo, R. L. G., de Souza Rosa, R., & Navia, A. F. (2021). The Use of Ecological Networks as Tools for Understanding and Conserving Marine Biodiversity. In M. Ortiz & F. Jordán (Eds.), *Marine Coastal Ecosystems Modelling and Conservation: Latin American Experiences* (pp. 179–202). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-58211-1_9
- McLay, C. L. (2020). Camouflage by the masking crab, *Notomithrax ursus* (Herbst, 1788) (Decapoda: Brachyura: Majidae): is it a decorator or a dressmaker? *Journal of Crustacean Biology*, 40(6), 673–683. <https://doi.org/10.1093/jcibi/ruaa076>

- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimarães Jr., P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. (2011). The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLOS ONE*, 6(2), e17395. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017395>
- Mestre, N., Fontenla, J. L., Fontenla, Y., Baró, I., & Alameda, D. (2021). Relaciones bipartitas entre Coccidae (Hemiptera: Coccomorpha) y sus familias de plantas hospedantes en Cuba. *Poeyana*, (512). Recuperado a partir de <http://revistasgeotech.com/index.php/poey/article/view/387>
- Olesen, J., Bascompte, J., Dupont, Y., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Peralta, G. (2016). Merging evolutionary history into species interaction networks. *Functional Ecology*, 30(12), 1917–1925. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12669>
- Puche, E., Rodrigo, M. A., Segura, M., & Rojo, C. (2021). Habitat coupling mediated by the multi-interaction network linked to macrophyte meadows: ponds versus lakes. *Aquatic Sciences*, 83(3), 55. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00809-4>
- Puche, E., Rojo, C., Ramos-Jiliberto, R., & Rodrigo, M. A. (2020). Structure and vulnerability of the multi-interaction network in macrophyte-dominated lakes. *Oikos*, 129(1), 35–48. <https://doi.org/10.1111/oik.06694>
- Quimbayo, J. P., Cantor, M., Dias, M. S., Grutter, A. S., Gingins, S., Becker, J. H. A., & Floeter, S. R. (2018). The global structure of marine cleaning mutualistic networks. *Global Ecology and Biogeography*, 27(10), 1238–1250. <https://doi.org/10.1111/geb.12780>
- Quiroz-González, N., Aguilar-Estrada, L. G., Acosta-Calderón, J. A., Álvarez-Castillo, L., & Arriola-Álvarez, F. (2023). *Biodiversity of epiphytic marine macroalgae in Mexico: composition and current status*. 66(3), 181–189. <https://doi.org/doi:10.1515/bot-2023-0009>
- Quiroz-González, N., Aguilar-Estrada, L. G., Ruiz-Boijseauneau, I., & Rodríguez, D. (2020). Biodiversidad de algas epizoicas en el Pacífico tropical mexicano. *Acta Botánica Mexicana*, 127, e1645. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1645>
- Reyes de Armas, L. M. (2016). Macroalgas epizoicas en *Lobatus gigas* en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Camaguey, Cuba. *Hombre, Ciencia y Tecnología*, 20(2), 67–74.
- Ros, R. M., & Suárez, A. M. (1980). Epibiosis en el cangrejo moro *Menippe mercenaria* (Say, 1818). *Revista de Investigaciones Marinas*, 1(1), 5–17.
- Sánchez, Y. A., Rey-Villiers, N., & Martínez-Daranas, B. (2020). Macroalgas epizoicas en octocorales en el litoral de La Habana, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 40(1), 1–21.
- Sato, M., & Wada, K. (2000). Resource utilization for decorating in three intertidal majid crabs (Brachyura: Majidae). *Marine Biology*, 137, 705–714. <https://doi.org/10.1007/s002270000389>

- Schleuning, M., Ingmann, L., Strauß, R., Fritz, S., Dalsgaard, B., Dehling, D. M., Plein, M., Saavedra, F., Sandel, B., Svenning, J.-C., Böhning-Gaese, K., & Carsten, D. (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, 17(4), 454–463. <https://doi.org/10.1111/ele.12245>
- Suárez, A. M., Martínez-Daranas, B., & Alfonso, Y. (2015). *Macroalgas marinas de Cuba*. Editorial UH.
- Suárez, A. M., Martínez-Daranas, B., Alfonso, Y., Moreira-González, A. R., & Jover, A. (2023). Lista actualizada de las macroalgas marinas cubanas. *Acta Botanica Mexicana*, 130, e2196. <https://doi.org/10.21829/abm130.2023.2196>
- Tano, S., Eggertsen, M., Wikström, S. A., Berkström, C., Buriyo, A. S., & Halling, C. (2016). Tropical seaweed beds are important habitats for mobile invertebrate epifauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 183, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.010>
- Tenia, R., Figueredo, A., Lira, C., & Fuentes, J. L. (2016). Parasitismo y epibiosis en *Callinectes ornatus* Ordway, 1863 (Crustacea: Portunidae) en aguas al suroeste de la Bahía de Porlamar, Isla de Margarita, Venezuela. *Saber*, 28(2), 197–208.
- Thompson, A. R., Adam, T. C., Hultgren, K. M., & Thacker, C. E. (2013). Ecology and Evolution Affect Network Structure in an Intimate Marine Mutualism. *The American Naturalist*, 182(2), 58–E7. <https://doi.org/10.1086/670803>
- Valverde, S., Vidiella, B., Montañez, R., Fraile, A., Sacristán, S., & García-Arenal, F. (2020). Coexistence of nestedness and modularity in host–pathogen infection networks. *Nature Ecology & Evolution*, 4(4), 568–577. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1130-9>
- Vasconcelos, M. A., Mendes, T. C., Fortes, W. L. S., & Pereira, R. C. (2009). Feeding and decoration preferences of the epialtidae crab *Acanthonyx scutiformis*. *Brazilian Journal of Oceanography*, 57(2), 137–143.
- Vázquez, D. P., Morris, W. F., & Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8(10), 1088–1094. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x>
- Windsor, F. M. (2023). Expanding network ecology in freshwater ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 92(8), 1575–1588. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13947>
- Windsor, & Felder, D. (2017). Corrigendum to: Molecular phylogenetics and taxonomic reanalysis of the family Mithracidae MacLeay (Decapoda: Brachyura: Majoidea). *Invertebrate Systematics*, 31(2), 232. https://doi.org/10.1071/IS13011_CO
- WoRMS Editorial Board (2024). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-06-22. <https://doi.org/10.14284/170>
- Cómo citar:** Cabrera Guerrero, A., Garcés-Domínguez, K., & Jover Capote, A. (2024). Relaciones bipartitas macroalgas epizoicas-cangrejos en lechos de macroalgas tropicales en la costa suroriental de Cuba. *Novitates Caribaea*, (24), 37–54. <https://doi.org/10.33800/nc.vi24.356>