

Composición, distribución vertical y dinámica temporal del ensamblaje de moluscos en el litoral rocoso de Isla Fuerte, Colombia

Composition, vertical distribution, and temporal dynamics of mollusks assembly of Isla Fuerte rocky coastline, Colombia

Yonger Sevillano-Romero¹, Carlos A. Nisperuza-Pérez^{1-2*} y Jorge A. Quirós-Rodríguez²

¹Grupo de Investigación en Biotecnología, GRUBIODEQ, Departamento de Biología y Química, Universidad de Córdoba, Carrera 6 No. 76-103, Montería, Colombia

²Grupo de Investigación Química de los Productos Naturales, PRONAT, Universidad de Córdoba, Carrera 6 No. 76-103, Montería, Colombia

*Autor corresponsal: carlosnisperuzap@correo.unicordoba.edu.co

Abstract. Scientific investigations in rocky insular coasts of Colombia are scarce. Previous work has focused on the generation of taxonomic inventories, but little is known about how species assemblages of this ecosystem can vary taking into account spatial and temporal scales. The present study evaluated composition, vertical distribution, and temporal dynamics of mollusk assemblages of Isla Fuerte rocky coastline. Three field trips were carried out during 2015 in two localities (Punta El Inglés and El Latal). 1,264 individuals distributed in 52 species were recorded. The best-represented class was Gastropoda, standing out for its abundance *Nerita tessellata*, *Hinea lineata*, and *N. versicolor*. In terms of vertical distribution, the supralittoral was dominated by species of *Nerita*, the mesolittoral by *H. lineata*, and the infralittoral by *Claremontiella nodulosa* and chitons of the family Ischnochitonidae. At the spatial level, El Latal registered greater richness but less abundance of species. On a temporal scale, the abundance of mollusks was higher during dry season and lower during rainy season. PERMANOVA showed that species abundance presented marked differences between rocky coastline areas and climatic seasons ($P < 0.05$). MDS-M showed that there are species representative for each rocky coastline zone and that, in addition, there is a mollusk assemblages variability in relation to climatic seasons.

Key words: Abundance, ecology, gastropod, mollusk, zoning, Colombia

Resumen. Las investigaciones científicas en litorales rocosos insulares de Colombia son escasas. Los trabajos desarrollados hasta ahora se han enfocado en la generación de inventarios taxonómicos, pero poco se conoce cómo los ensamblajes de las especies de este ecosistema pueden variar, teniendo en cuenta escalas espaciales y temporales. El presente estudio evaluó la composición, distribución vertical y dinámica temporal del ensamblaje de moluscos del litoral rocoso de Isla Fuerte. Se realizaron tres salidas de campo durante el 2015, en dos localidades (Punta El Inglés y El Latal). Se registraron 1.264 individuos, distribuidos en 52 especies. La clase mejor representada fue Gastropoda, destacándose por sus abundancias *Nerita tessellata*, *Hinea lineata* y *N. versicolor*. En términos de distribución vertical, el supralitoral fue dominado por especies de *Nerita*; el mesolitoral por *H. lineata*, y el infralitoral por *Claremontiella nodulosa* y quitones de la familia Ischnochitonidae. A nivel espacial, El Latal registró mayor riqueza específica, pero menor abundancia de especies. A escala temporal, la abundancia de moluscos fue mayor en época seca y menor en época de lluvia. El PERMANOVA mostró que la abundancia de las especies presentó diferencias marcadas entre zonas del litoral rocoso y las épocas climáticas ($P < 0,05$). El MDS-M pone en evidencia que hay especies representativas para cada zona del litoral rocoso; y que además, existe una variabilidad del ensamblaje de moluscos, teniendo en cuenta las épocas climáticas.

Palabras clave: Abundancia, ecología, gasterópodo, moluscos, zonación, Colombia

INTRODUCCIÓN

La investigación en litorales rocosos comenzó con una fase que describía los patrones de distribución y abundancia de las comunidades biológicas asociadas. Los trabajos posteriores se han enfocado en explicar dichos patrones, en función de los factores físicos y las interacciones biológicas (Branch 2001). Actualmente, los estudios sobre biodiversidad en este ecosistema son considerados una herramienta importante para detectar cambios en las comunidades que pueden proporcionar alarmas tempranas a los tomadores de decisiones, y brindar la oportunidad de una acción de respuesta oportuna frente a diferentes amenazas costeras (Livore *et al.* 2021).

La biodiversidad del litoral rocoso está representada por comunidades de organismos con adaptaciones para sostenerse y sobrevivir en superficies verticales, resistir períodos prolongados de desecación, soportar cambios fuertes de salinidad y temperatura, así como reducir el fuerte impacto de las olas (López-Victoria *et al.* 2004, Fernández & Jiménez 2006, Garay-Tinoco 2010). Estos factores de tensión natural favorecen una biocenosis muy diversificada que responde a cambios forzados, en algunos parámetros demográficos a escala espacial y temporal, que aún siguen descifrándose (riqueza de especies, abundancia, distribución), y que varían en función de la disponibilidad de recursos tróficos y hábitats (Tlig-Zouari *et al.* 2010, Jaleel *et al.* 2022).



Los organismos asociados al litoral rocoso se distribuyen de forma particular, acorde a niveles específicos desde lo más alto a lo más bajo de la costa; lo que se conoce como zonación vertical, la cual es influenciada por olas y mareas. En la franja supralitoral intervienen factores físicos, como la desecación y la radiación solar, los cuales limitan el número de especies; por su parte, en el infralitoral actúan factores biológicos, como la depredación y la competencia por el espacio; y en la zona mesolitoral una combinación de ambas (Chappuis *et al.* 2014). Los moluscos han sido reconocidos como indicadores de esa zonación vertical, constituyéndose como una comunidad estable, debido a la conformación del sustrato. La colonización y la forma en que se dispone la malacofauna son condicionadas por adaptaciones morfológicas que les permiten resistir las condiciones del ambiente (Bandel & Wedler 1987, Williams 1994).

Los estudios científicos en litorales rocosos tropicales son escasos en comparación con los realizados en regiones templadas; sin embargo, se han evidenciado diferencias en los patrones de distribución de las especies, debido principalmente a la estacionalidad (Cole *et al.* 1992, Jiménez *et al.* 2004). Para Colombia, la evaluación del componente biótico de los litorales marinos se ha enfocado básicamente en las especies de importancia económica dejando parcialmente de lado componentes de interés ecológico (Londoño-Cruz *et al.* 2008, Herrera-Paz *et al.* 2013). Los trabajos existentes se han centrado en la región Pacífica; y se han enfocado, especialmente, en la generación de inventarios taxonómicos y aspectos sobre distribución; dentro de estos, destacando Barrios & López-Victoria (2001), Mejía-Ladino & Cantera-Kintz (2006), García-Suárez *et al.* (2012), Herrera-Paz *et al.* (2013), Londoño-Cruz *et al.* (2014).

En el Caribe colombiano, a pesar de contar con 326 km lineales de litoral rocoso, sólo se ha estudiado un pequeño porcentaje. Tales trabajos se han enfocado en la generación de listados taxonómicos y estudios poblacionales de especies particulares asociados a zonas rocosas continentales (*e.g.*, Almanza *et al.* 2004, Quirós-Rodríguez *et al.* 2010, 2015; Daza-Guerra *et al.* 2018). En el caso de los litorales rocosos insulares, la información científica es limitada, pues son pocas las áreas con caracterizaciones completas sobre estructura y composición de su biodiversidad (Díaz-Sánchez & Batista-Morales 2011).

En este contexto, el objetivo del presente trabajo consistió en evaluar la composición, distribución vertical y dinámica temporal del ensamblaje de moluscos del litoral rocoso de Isla Fuerte, Colombia. La hipótesis de este estudio radicó en que el ensamblaje de moluscos variará debido a las diferencias entre horizontes, localidades y épocas climáticas. La información de esta investigación es fundamental para entender la dinámica, conservación y la gestión de las comunidades de moluscos asociados al litoral rocoso de esta isla ubicada en el Caribe colombiano.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en Isla Fuerte, ubicada en el costado sur de la plataforma continental del Caribe colombiano (entre 9°20'30"N-9°24'30"O y 76°10'00"N-76°12'30"O), a 11 km de la costa de Paso Nuevo, Córdoba; tiene una extensión de 3,23 km² (Díaz *et al.* 1996, Castaño-Camacho & Moncaleano-Archila 2007). Es una formación calcárea con una elevación máxima de 12 m y un área emergida de 2,9 km² (Díaz *et al.* 2000) (Fig. 1). El clima de Isla Fuerte es semiseco, y corresponde al ecosistema Bosque Seco Tropical (Bs-T) (Anderson 1975, Huertas 2000, Bernal-Restrepo 2012). La temperatura promedio anual varía entre los 25 y 30 °C, y posee precipitación promedio mensual que oscila entre 900 y 1.400 mm de lluvia (Correa 2007). La marea de isla Fuerte se clasifica como micromareal, mezclada y, sobre todo diurna, con un intervalo máximo de 60 cm (Molares 2004).

Para llevar a cabo esta investigación se escogieron dos localidades en Isla Fuerte, teniendo en cuenta la exposición al oleaje y la disponibilidad de acceso. Punta El Inglés (09°24'21,9"N-76°10'30,9"O), el cual se caracteriza por presentar sustrato rocoso de origen coralino, con grandes rocas e inclinaciones; sustrato arenoso; presenta cercanía a un bosque de manglar y oleaje fuerte con un máximo de marea de 50 cm. Por otro lado, El Latal (09°22'58,20"N-76°11'19,56"O) presenta sustrato rocoso de origen coralino, sustrato arenoso y amplia abundancia de macroalgas; así como pasto marino; se encuentra próximo a un bosque de manglar, y tiene un oleaje bajo con un máximo de marea de 30 cm.

FASE DE CAMPO

Se realizaron tres salidas de campo trimensuales durante 2015, abarcando momentos diferentes de las condiciones oceanográficas de Isla Fuerte: época seca (enero/15), lluvias (octubre/15) y de transición (junio/15). En cada localidad se establecieron, en horas de la mañana, tres transectos perpendiculares a la costa de 10 m de longitud por 2 m de ancho separados cada uno por (al menos) 10 m, siguiendo la metodología de Jones (1980); para ello, se tomó como punto de partida y final la posición de organismos indicadores del ambiente (presencia de litorínidos hacia la parte superior, presencia de algas y equinodermos en la parte inferior), con base en la zonación propuesta por López & Núñez (1987) para litorales rocosos del Caribe colombiano; a lo largo de cada transecto se fijaron tres puntos. El punto 1, en la zona supralitoral; el 2, en la zona mesolitoral y el 3, en la zona del infralitoral (Osorio & Cantuarias 1989, Fernández-Malavé & Jiménez-Prieto 2007).

Las muestras biológicas fueron tomadas dentro de tres cuadrantes de 25 x 25 cm, abarcando un área de 625 cm². Estas unidades de muestreo fueron colocadas tanto en el supra, como en el meso e infralitoral (Sibaja-Cordero & Cortés 2008, Mendoza-Rueda 2014). Los organismos que se encontraron se identificaron *in situ* por medio de guías visuales. Cuando no fue posible la identificación, los individuos fueron recolectados manualmente, y preservados en alcohol al 70% (Fernández-Malavé & Jiménez-Prieto 2007, García-Ríos & Álvarez-Ruiz 2011), para ser trasladados al Laboratorio de Zoología de la Universidad de Córdoba, Colombia.

FASE DE LABORATORIO

En laboratorio, las muestras biológicas fueron identificadas hasta especie, utilizando como referencias a Warmke & Abbott (1962), Díaz & Puyana (1994), Bullock & Franz (1994), Abbott & Morris (1995) y Lodeiros *et al.* (1999), así como claves específicas para clases y taxones en particular. Para la validación de la información taxonómica de los moluscos, se utilizó la base de datos de referencias taxonómicas WoRMS-World Register of Marine Species (WoRMS 2022) y la base de datos de registro mundial de moluscos WMSDB - Worldwide Mollusc Species DataBase (Galli 2016). El material identificado fue depositado en el Laboratorio de Zoología de la Universidad de Córdoba (LZUC-MOL) en Colombia.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

La riqueza y abundancia de moluscos en Isla Fuerte fue determinada contabilizando el número de especies y organismos encontrados en los cuadrantes para las distintas zonas del litoral rocoso (supralitoral, mesolitoral, infralitoral), por localidad (Punta el Inglés, El Latal), y por época climática (seca, transición, lluvia) (Margalef 1995, Tejada-Pérez 2014). El comportamiento de la abundancia de moluscos en las zonas del litoral rocoso, fue representado gráficamente a través de curvas de rango-abundancia empleando el programa GraphPad Prism 6 (Motulsky 2003). Por otro lado, se estimó la riqueza de especies esperada por sector-época climática a partir del estimador no paramétrico de Chao 2 (Walther & Morand 1998).

Para determinar los posibles cambios del ensamblaje de moluscos se realizó una prueba de Análisis de Varianza Multivariado Permutacional (PERMANOVA) computando las distancias de disimilaridad mediante el índice de Bray-Curtis; para ello se consideraron como fuentes de variación I) localidades, II) épocas, y III) estratos del litoral rocoso. Se construyeron matrices de las abundancias de las especies

por estratos, localidades y épocas. Posteriormente, se realizó el PERMANOVA, utilizando la función Adonis con 999 permutaciones y el paquete *vegan* de R, versión 4.2.0 (Oksanen *et al.* 2022). Luego, para cada efecto significativo, se procedió a realizar una prueba *a posteriori* entre pares de grupos (*pair-wise*), el cual determina un t-estadístico con un ajuste de *P* valor de Holm (Anderson 2005). Finalmente, se exploró la relación entre la abundancia de las especies de moluscos con las distintas zonas del litoral rocoso, teniendo en cuenta las localidades y las épocas climáticas, mediante un método de ordenación de escalamiento multidimensional métrico (MDS), a través de la utilización de una matriz de disimilaridad, construida con el índice de Bray-Curtis (Oksanen 2015). A continuación, se calcularon los *clusters*, mediante *k-means* y se representó el MDS en un *biplot*; también, se calculó la prueba de bondad de ajuste (GoF) con el propósito de determinar la varianza explicada.

RESULTADOS

La riqueza de moluscos durante el periodo de estudio fue de 52 especies, con un total de 1.264 individuos muestreados, estos correspondieron a 35 géneros diferentes e incluyeron 21 familias. La clase mejor representada fue Gastropoda con 15 familias y 40 especies, seguida de Polyplacophora con 2 familias y 7 especies; y por último Bivalvia con 4 familias y 5 especies (Tabla 1).

La clase Gastropoda estuvo representada por el 77% de la riqueza específica, siendo Littorinidae (7), Muricidae (6) y Fissurellidae (6) las familias con el mayor número de especies (Tabla 2). Por su parte, la clase Polyplacophora representó el 13%, destacándose la familia Ischnochitonidae, con 5 especies (Tabla 2). De las tres clases registradas, Bivalvia fue el grupo con menor riqueza de especies (10%) (Fig. 2).

Tabla 1. Resumen del número de clases, familias, géneros y especies de moluscos presentes en el litoral rocoso de Isla Fuerte, Colombia
/ Number of classes, families, genera and species of mollusks present on Isla Fuerte rocky coastline

Phylum	Clase	Familias	Géneros	Especies
Mollusca	Polyplacophora	2	4	7
	Bivalvia	4	4	5
	Gastropoda	15	27	40

Tabla 2. Inventario de las especies de moluscos con su abundancia en el litoral rocoso de Isla Fuerte, Caribe colombiano / Inventory of mollusk species with their abundance on Isla Fuerte rocky coastline, Colombian Caribbean area

	Zonificación				Zonificación		
	SL	ML	IL		SL	ML	IL
CLASE POLYPLACOPHORA				Fissurellidae			
Chitonidae				<i>Diodora cayenensis</i> (Lamarck, 1822)	0	0	1
<i>Leptochiton cancellatus</i> (G. B. Sowerby II, 1840)	16	12	0	<i>Diodora dysoni</i> (Reeve, 1850)	0	1	0
<i>Acanthopleura granulata</i> (Gmelin, 1791)	16	7	0	<i>Diodora listeri</i> (d'Orbigny, 1847)	0	1	0
Ischnochitonidae				<i>Fissurella angusta</i> (Gmelin, 1791)	1	0	2
<i>Ischnochiton striolatus</i> (Gray, 1828)	0	3	2	<i>Fissurella barbadensis</i> (Gmelin, 1791)	1	0	0
<i>Ischnochiton erythronotus</i> (C. B. Adams, 1845)	0	0	4	<i>Fissurella</i> sp.	1	0	0
<i>Ischnochiton</i> sp.	0	0	1	Acmaeidae			
<i>Stenoplax limaciformis</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	0	0	1	<i>Acmaea</i> sp.	0	1	0
<i>Stenoplax purpurascens</i> (C. B. Adams, 1845)	0	2	9	Planaxidae			
CLASE BIVALVIA				<i>Supplanaxis nucleus</i> (Bruguière, 1789)	66	3	0
Isognomonidae				<i>Hinea lineata</i> (da Costa, 1778)	98	116	1
<i>Isognomon bicolor</i> (C. B. Adams, 1845)	33	0	0	Pisaniidae			
<i>Isognomon radiatus</i> (Anton, 1838)	0	5	0	<i>Gemophos auritulus</i> (Link, 1807)	0	7	0
Noetiidae				<i>Engina turbinella</i> (Kiener, 1836)	6	0	0
<i>Arcopsis adamsi</i> (Dall, 1886)	9	31	14	Fascioliidae			
Chamidae				<i>Leucozonia ocellata</i> (Gmelin, 1791)	1	0	0
<i>Chama macerophylla</i> Gmelin, 1791	0	1	0	Modulidae			
Lucinidae				<i>Modulus modulus</i> (Linnaeus, 1758)	2	1	0
<i>Parvilucina crenella</i> (Dall, 1901)	0	1	0	Phasianellidae			
CLASE GASTROPODA				<i>Eulithidium bellum</i> (M. Smith, 1937)	1	0	0
Cerithiidae				Columbellidae			
<i>Cerithium eburneum</i> Bruguière, 1792	1	0	0	<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	1	5	0
<i>Cerithium litteratum</i> (Born, 1778)	30	15	9	<i>Mitrella ocellata</i> (Gmelin, 1791)	5	0	1
<i>Cerithium lutosum</i> Menke, 1828	0	2	0	Muricidae			
Littorinidae				<i>Muricopsis caribbaea</i> (Bartsch & Rehder, 1939)	0	0	3
<i>Echinolittorina angustior</i> (Mörch, 1876)	4	0	1	<i>Muricopsis deformis</i> (Reeve, 1846)	0	0	3
<i>Echinolittorina meleagris</i> (Potiez & Michaud, 1838)	4	0	1	<i>Vasula deltoidea</i> (Lamarck, 1822)	15	7	0
<i>Echinolittorina interrupta</i> (R. A. Philippi, 1847)	17	0	0	<i>Plicopurpura patula</i> (Linnaeus, 1758)	13	4	0
<i>Echinolittorina ziczac</i> (Gmelin, 1791)	12	0	0	<i>Stramonita rustica</i> (Lamarck, 1822)	0	8	0
<i>Echinolittorina tuberculata</i> (Menke, 1828)	10	0	0	<i>Claremontiella nodulosa</i> (C. B. Adams, 1845)	11	17	20
<i>Littoraria angulifera</i> (Lamarck, 1822)	9	0	0	Tegulidae			
<i>Cenchritis muricatus</i> (Linnaeus, 1758)	19	0	0	<i>Agathistoma fasciatum</i> (Born, 1778)	0	3	0
Neritidae				<i>Cittarium pica</i> (Linnaeus, 1758)	7	0	0
<i>Nerita fulgurans</i> Gmelin, 1791	52	3	0	Triphoridae			
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791	253	8	0	<i>Iniforis turrithomae</i> (Holten, 1802)	0	1	0
<i>Nerita versicolor</i> Gmelin, 1791	182	28	0	Truncatellidae			
<i>Smaragdia viridis</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1	<i>Truncatella pulchella</i> L. Pfeiffer, 1839	0	1	0
TOTAL					896	294	74

SL: Supralitoral; ML: Mesolitoral, IL: Infralitoral

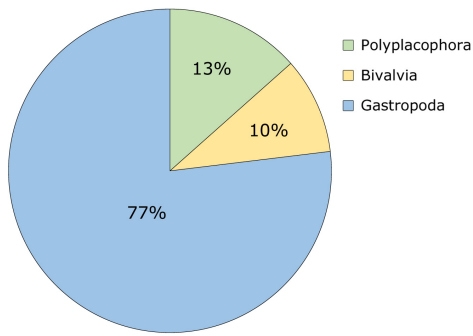


Figura 2. Porcentajes de especies de moluscos dentro de las tres clases presentes en toda Isla Fuerte, Caribe colombiano / Percentages of mollusk species within the three classes present throughout Isla Fuerte, Colombian Caribbean area

Con respecto a la distribución vertical, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren una zonificación definida (Fig. 3). El supralitoral es dominado por especies de *Nerita* (Fig. 4G-H), siendo la zona más constante y de mayor rango vertical. El mesolitoral de El Latal fue dominado en cuanto a abundancia por *Hinea lineata* (Fig. 4I) y *N. versicolor*, mientras que en Punta El Inglés dominó *Cerithium litteratum* (Fig. 4J). El bivalvo, *Arcopsis adamsi* (Fig. 4Q) y los gasterópodos *Claremontiella nodulosa* (Fig. 4L) y *C. litteratum* fueron las especies más representativas en la zona sumergida (infralitoral) de El Latal. Por su parte, el infralitoral de Punta El Inglés presentó mayor afinidad por *C. nodulosa* y *Vasula deltoidea*. Es importante resaltar la presencia marcada de la familia Ischnochitonidae en esta zona para ambas localidades (Fig. 4A-D).

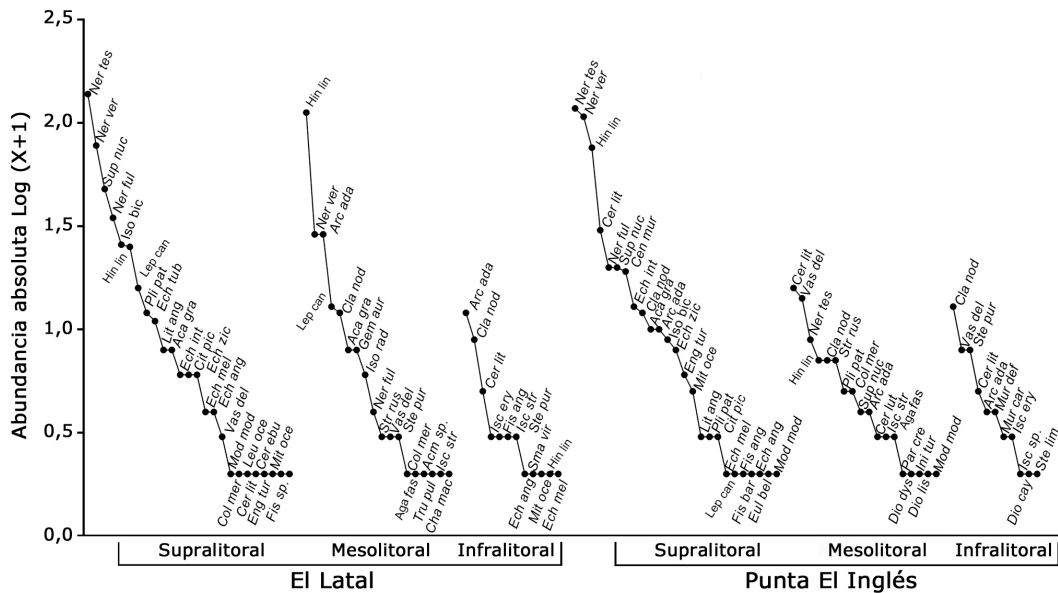


Figura 3. Curvas rango-abundancia para las tres subzonas del litoral rocoso en las dos localidades de Isla Fuerte, Colombia. El nombre de las especies está representado por las tres primeras letras del epíteto genérico y epíteto específico / Range-abundance curves for the three subzones of rocky coastline in the two localities of Isla Fuerte, Colombia. Species names are represented by the first three letters of generic epithet and specific epithet

De forma general, se evidenció mayor riqueza de especies (S) y abundancia (n) de organismos en la zona supralitoral (S= 31; n= 896), seguida del mesolitoral (S= 28; n= 294) y, por último, el infralitoral (S= 17; n= 74). La abundancia de moluscos varió entre las distintas zonas del litoral rocoso de Isla Fuerte, siendo el infralitoral la zona con mayores diferencias, al tomar en cuenta el análisis de varianza multivariado permutacional (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de permutación (PERMANOVA) para la abundancia de moluscos, teniendo en cuenta la zonificación del litoral rocoso de Isla Fuerte, Colombia / Analysis of permutations (PERMANOVA) for mollusk abundance taking into account the zoning of Isla Fuerte rocky coast, Colombia

Fuente	Grados de libertad	Abundancia			
		Suma de cuadrados	R ²	F	Pr(>F)
Supralitoral	1	0,045	0,113	1,024	0,542
Mesolitoral	1	0,08	0,199	1,800	0,204
Infralitoral	1	0,186	0,465	4,194	0,031*
Residual	2	0,089	0,221		
Total	5	0,401	1		

(*) indica diferencias estadísticamente significativas

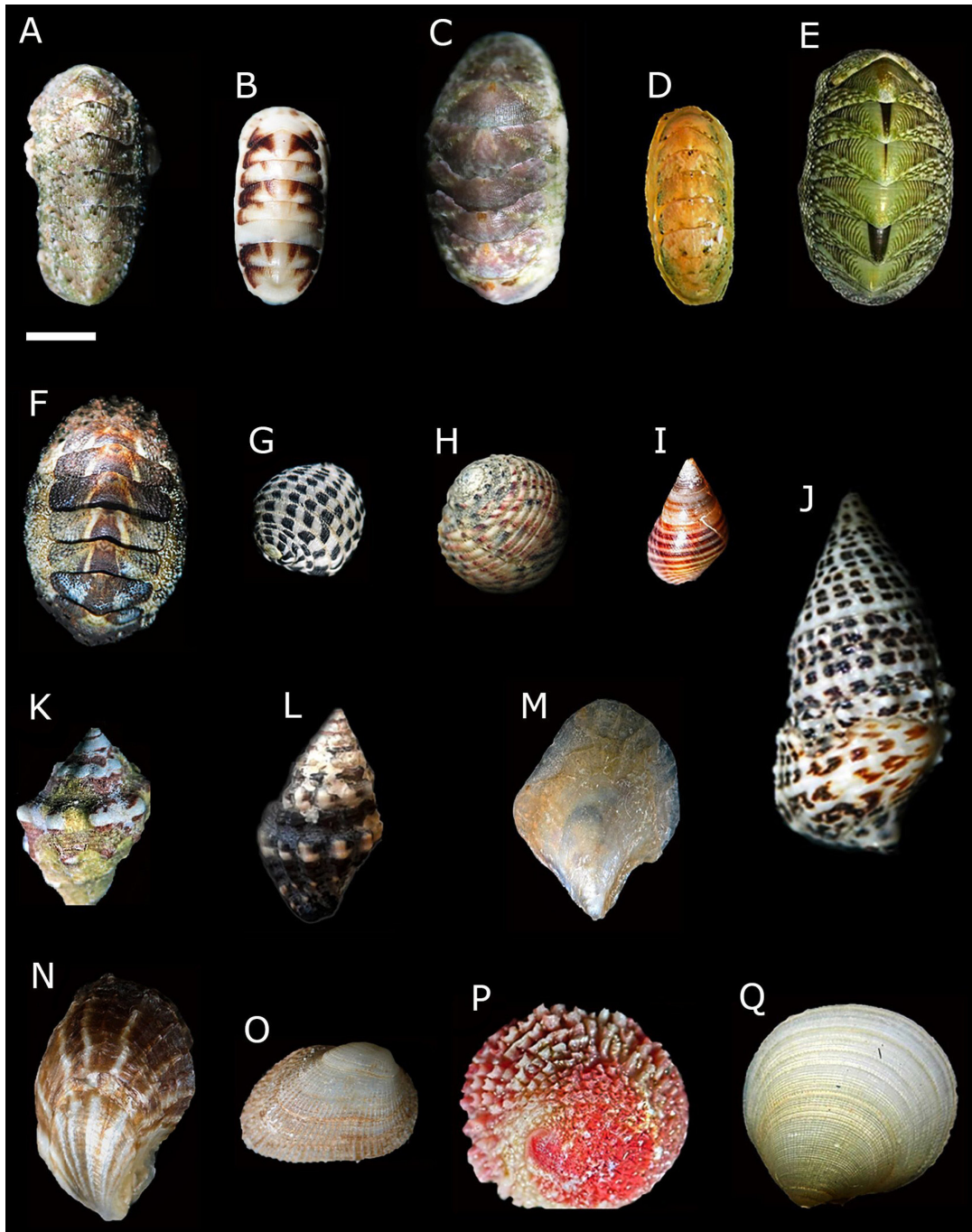


Figura 4. Moluscos. Algunas especies representativas de Isla Fuerte, Colombia. A) *Ischnochiton erythronotus*; B) *I. striolatus*; C) *Stenoplax limaciformis*; D) *S. purpurascens*; E) *Leptochiton cancellatus*; F) *Acanthopleura granulata*; G) *Nerita tessellata*; H) *N. versicolor*; I) *Hinea lineata*; J) *Cerithium litteratum*; K) *Plicopurpura patula*; L) *Claremontiella nodulosa*; M) *Isognomon radiatus*; N) *I. bicolor*; O) *Parvilucina crenella*; P) *Chama macerophylla*; Q) *Arcopsis adamsi*. Barra de escala= 5 mm / Mollusks. Some representative species of Isla Fuerte, Colombia. A) *Ischnochiton erythronotus*; B) *I. striolatus*; C) *Stenoplax limaciformis*; D) *S. purpurascens*; E) *Leptochiton cancellatus*; F) *Acanthopleura granulata*; G) *Nerita tessellata*; H) *N. versicolor*; I) *Hinea lineata*; J) *Cerithium litteratum*; K) *Plicopurpura patula*; L) *Claremontiella nodulosa*; M) *Isognomon radiatus*; N) *I. bicolor*; O) *Parvilucina crenella*; P) *Chama macerophylla*; Q) *Arcopsis adamsi*. Scale bar= 5 mm

Las curvas de rango-abundancia presentaron una mayor equidad, representada en una menor pendiente en el infralitoral para ambas localidades. Sin embargo, en el supralitoral la curva se hace más empinada tanto para El Latal como para Punta El Inglés, lo que pone de manifiesto la discrepancia de las abundancias entre especies (Fig. 3). Para la zona supralitoral, *Nerita tessellata* y *N. versicolor* presentaron las mayores abundancias, con un 20,6 y 16,6% del total de individuos contabilizados, respectivamente. En el caso del mesolitoral, el dominio de las especies varió por localidad, *H. lineata* (n= 135) y *N. versicolor* (n= 104) fueron las más abundantes para El Latal, por su parte *C. litteratum* (n= 48) en Punta El Inglés. En cuanto al infralitoral, *A. adamsi* fue representativa en el Latal (n= 11) y *C. nodulosa* presentó, también, altas abundancias para ambas localidades (Fig. 3).

A nivel espacial, en la localidad El Latal se registró mayor riqueza específica, pero menor abundancia de organismos (S= 42; n= 581), en comparación con Punta El Inglés (S= 39; n= 683). Sin embargo, no se presentaron diferencias estadísticamente significativas de la variable abundancia entre tales localidades (Tabla 4).

A escala temporal, la abundancia de moluscos fue mayor en la época seca para los dos sitios, seguida de la época de transición y, por último, en época de lluvia. En cuanto a la riqueza de especies, en Punta el Inglés se presentaron los mayores valores durante época de transición, mientras que en El Latal los mayores valores se observaron durante época seca, con 34 especies cada uno. En la época de lluvia se mostraron los menores valores de riqueza en ambos lugares, con 22 especies (Fig. 5). La abundancia de moluscos presentó cambios significativos entre épocas climáticas (Tabla 4). Esta diferencia fue observada entre la época seca y la de lluvia, de acuerdo con el contraste por pares del PERMANOVA ($P < 0,05$) (Tabla 5).

Tabla 4. Análisis de permutación (PERMANOVA) para diferentes variables del ensamblaje de moluscos de Isla Fuerte. Se consideraron localidades, época y especies. Los datos se basaron en la disimilaridad de Bray-Curtis y se realizaron 999 permutaciones / Analysis of permutations (PERMANOVA) for different variables of Isla Fuerte mollusks assemblage. Localities, season and strata were considered, time and species. Data were based in Bray-Curtis dissimilarity analysis, the number of permutations was 999

Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	R ²	F	Pr(>F)
Localidades	1	73,7	0,0025	2,312	0,11
Época	2	484,3	0,0170	7,603	0,001*
Especies	51	19714,2	0,6827	12,137	0,001*
Residual	257	8185,0	0,2870		
Total	311	28457,2	1		

(*) indica diferencias estadísticamente significativas

En cuanto a la estimación de la riqueza esperada mediante el estimador no paramétrico Chao 2, se determinó que, tanto para El Inglés como para El Latal, era necesario intensificar el esfuerzo de muestreo, debido a que es probable encontrar más especies en ambas localidades. En el caso de Punta El Inglés, se estimó una riqueza teórica de 42, 39 y 37 especies en las épocas de transición, seca y lluvia, respectivamente. En el caso de El Latal, la variación de la riqueza teórica con respecto a la observada no varió significativamente durante la época seca, pero sí hubo diferencias para las épocas de transición y lluvia, en las cuales se esperaban encontrar 58 y 42 especies, respectivamente, sin embargo, los valores de riqueza observada fueron muy por debajo de estos valores teóricos (Fig. 5).

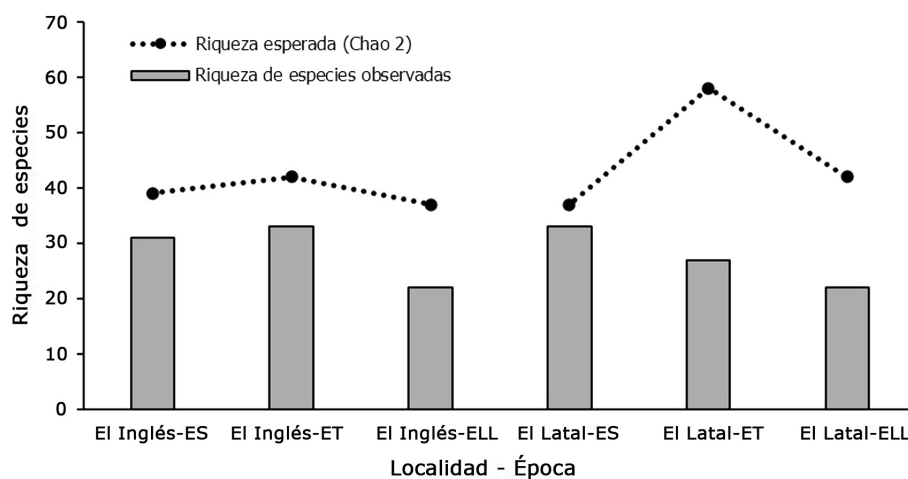


Figura 5. Riqueza de especies observadas para cada localidad, teniendo en cuenta las tres épocas climáticas (barras grises) con respecto a la riqueza esperada, de acuerdo con el estimador Chao 2 (líneas negras) / Species richness observed for each locality, taking into account the three climatic epochs (grey bars) with respect to expected richness, according to the estimator Chao 2 (black lines)

El método de ordenación de escalamiento multidimensional métrico (MDS) sugiere la formación de dos grupos (GoF= 0,99): uno en el que se incluyen las especies de moluscos más abundantes de la zona supralitoral (*N. tessellata*, *N. versicolor*, *H. lineata*), y el otro donde están las especies con mayor rango de distribución vertical, con ocurrencias tanto en el supra como en el mesolitoral (*S. nucleus*, *N. fulgurans*, *V. deltoidea*, *Leptochiton cancellatus*), o en todas las zonas del litoral rocoso (*A. adamsi*, *C. nodulosa*, *C. litteratum*) (Fig. 6). Por su parte, a nivel espacial y temporal, la ordenación

del MDS evidencia la formación de dos grupos (GoF= 0,98): el primero está constituido por las especies que presentan mayores abundancias en Punta El Inglés para la época seca (*N. tessellata*, *N. versicolor*, *H. lineata*); y el segundo por las especies características del sector El Latal para la época seca (Fig. 7).

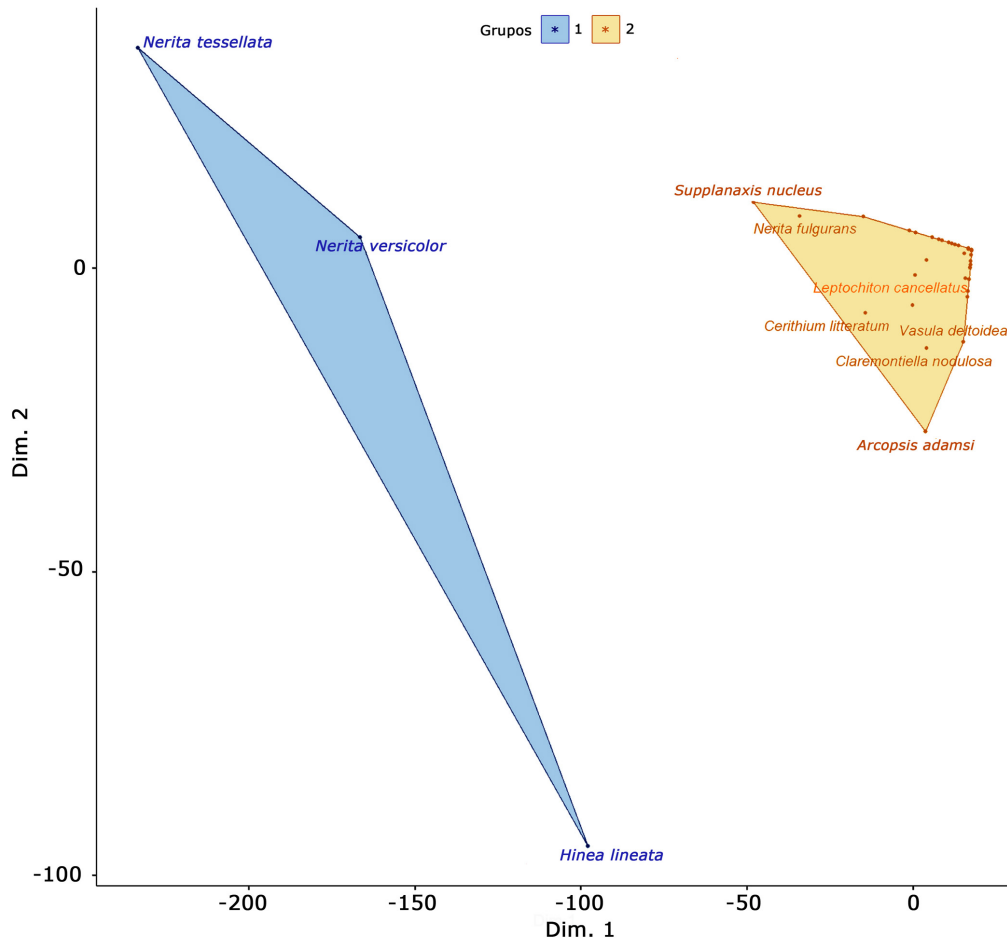


Figura 6. Análisis de escalamiento multidimensional métrico (MDS) para el ensamblaje de moluscos del litoral rocoso de Isla Fuerte. Los polígonos representan los grupos formados (en azul las especies más comunes en el supralitoral, en naranja las especies que se distribuyen tanto en el supra como mesolitoral, o las tres zonas del litoral rocoso). GoF: 0,99 / Analysis of multidimensional metric scaling (MDS) for mollusk assemblages from Isla Fuerte rocky coast. Polygons represent the groups formed (in blue species most common in the supralittoral, in orange species that are distributed both in the supra and mesolittoral, or the three areas of the rocky coastline). GoF: 0.99

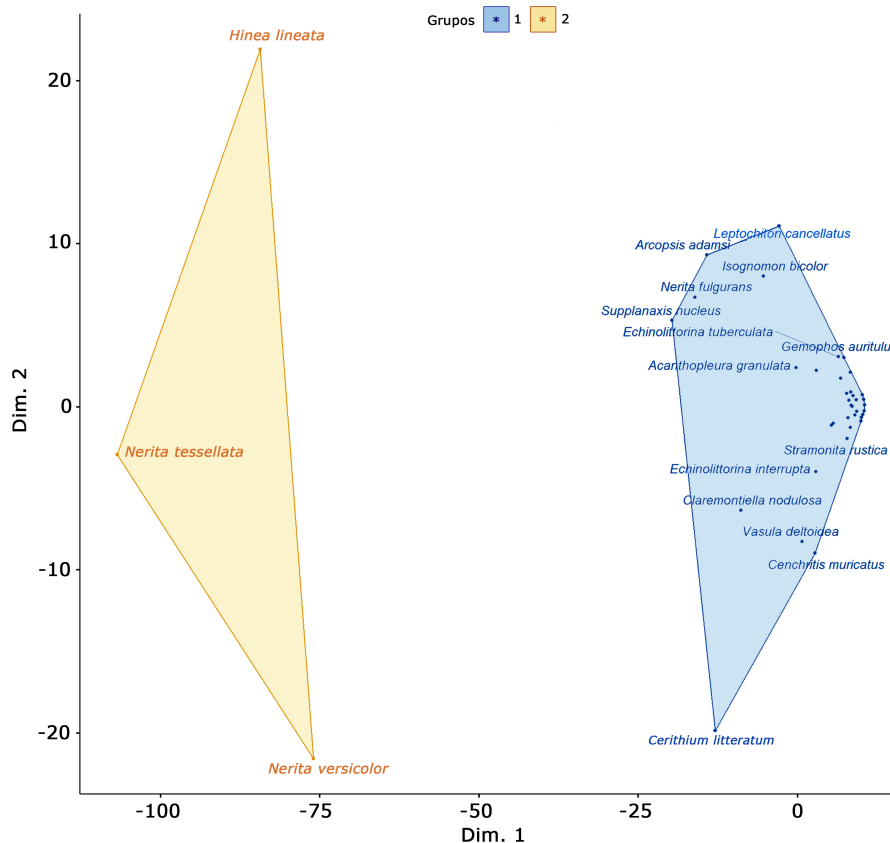


Figura 7. Análisis de escalamiento multidimensional métrico (MDS) para el ensamblaje de moluscos del litoral rocoso de Isla Fuerte. Los polígonos representan los sectores (en naranja Punta El Inglés, en azul El Latal). Los puntos representan las abundancias de las especies. GoF: 0,98 / Analysis of multidimensional metric scaling (MDS) for the mollusk assemblages of Isla Fuerte rocky coastline, Polygons represent localities (in orange Punta El Inglés, in blue El Latal). Points represent species abundances. GoF: 0.98

DISCUSIÓN

Los litorales rocosos son entornos biológicamente ricos, pues conforman un “laboratorio natural” útil para estudiar aspectos ecológicos, como la diversidad y la distribución vertical (Satyam & Thiruchitrabalam 2018). En el presente estudio se reportan por primera vez 52 especies de moluscos asociadas al litoral rocoso de Isla Fuerte, Caribe colombiano. Este valor de riqueza es similar a los encontrados por Fernández *et al.* (2014) y Prieto *et al.* (2004), quienes reportan 57 y 58 especies de moluscos en el litoral rocoso del estado Sucre (Venezuela), respectivamente. También es similar al trabajo de Tejada-Pérez *et al.* (2018), quienes registran 57 taxones en el litoral rocoso de la provincia de Islay, Arequipa, Perú.

La clase Gasterópoda fue la que presentó el mayor número de especies. Este resultado concuerda con lo descrito para litorales rocosos en regiones tropicales, lo que confirma la afinidad de este grupo por estos ambientes (Souza *et al.* 2020). La dominancia de gasterópodos en estos ecosistemas ha sido documentada por Marval (1986), Jiménez *et al.*

(2004) y Fernández-Malavé & Jiménez-Prieto (2007), quienes trabajaron en litorales rocosos de Venezuela. Por su parte, Mille-Pagaza *et al.* (1994) señalan que esta clase de moluscos son característicos de este ecosistema, ya que presentan una serie de adaptaciones fisiológicas y etológicas para soportar fuertes oleajes, evitar la desecación y la radiación solar, como la expresión de proteínas de choque térmico, modificaciones en la función cardíaca o en la respiración mitocondrial, adaptaciones conductuales como selección de hábitat, agregación, retracción del pie en el caparazón u orientación de la concha, entre otros (Somero 2002, Chapperon & Seuront 2011, Miller & Denny 2011).

Las diferencias en el número de especies en las dos localidades de estudio pueden estar relacionadas con la exposición al oleaje. Lewis (1972) considera que este es quizás el factor más importante que influye en la presencia y distribución de especies en litorales rocosos. El número de especies encontradas en sitios protegidos es generalmente mayor, lo cual sugiere que la acción del oleaje es un factor limitante para algunos moluscos.

La disminución de los valores de riqueza y abundancia de las especies de moluscos en el área de estudio, desde el supralitoral al infralitoral, se ajusta a los resultados obtenidos por Fernández & Jiménez (2006) en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela, pero difieren de los publicados por Jiménez *et al.* (2004), los cuales obtuvieron la mayor riqueza y abundancia de organismos en el mesolitoral para la misma área geográfica, y a los de Fernández-Malavé & Jiménez-Prieto (2007), quienes registraron en la zona infralitoral y mesolitoral la mayor abundancia de organismos con relación a la zona supralitoral para la costa sur del Golfo Cariaco y el norte del Estado de Sucre en Venezuela. Stephenson & Stephenson (1949) señalan que las diferencias en el asentamiento y reclutamiento en esta zonificación se deben a perturbaciones a pequeñas escalas y factores físicos como el grado de exposición al oleaje y diferentes regímenes de temperatura, los cuales influyen en la estructura de las comunidades biológicas de estos sustratos rocosos, estos han sido señalados de gran importancia tanto en regiones templadas como tropicales. Benedetti-Cecchi & Cinelli (1997), mencionan que la variabilidad en la distribución de las especies en estos ambientes podría ser causada por procesos ecológicos heterogéneos, como las diferencias espaciales de reclutamiento, tolerancia al estrés físico, depredación y competencia.

La mayor riqueza y abundancia de moluscos en el supralitoral, en comparación con las otras zonas del litoral rocoso en esta investigación, puede estar relacionada con la presencia de gasterópodos de las familias Neritidae, Muricidae y Littorinidae, los cuales son característicos de esta zona de aspersión y se encuentran mejor adaptados a los factores físicos que están expuestos (Vegas 1971). La baja abundancia de organismos y la menor riqueza de especies en el infralitoral podrían ser explicadas por la acción de depredadores de fondo, la existencia de mecanismos de interacción biológica, como la competencia y/o depredación.

La zona supralitoral fue dominada por nerítidos, entre los que se destacaron *Nerita tessellata* y *N. versicolor*. Tan & Clements (2008) mencionan que este grupo de moluscos son generalmente eurihalinos, abundantes en zonas intermareales y gregarias, lo cual puede explicar los resultados obtenidos en esta investigación. En el caso del mesolitoral, *Hinea lineata* y *Cerithium litteratum* fueron las especies más representativas, para El Latal y Punta el Inglés, respectivamente. La dominancia de *H. lineata* en el mesolitoral rocoso puede deberse a que esta zona se encuentra cubierta de pequeñas rocas sueltas. Glynn (1964) reporta que esta especie es frecuente cuando el fondo presenta dichas condiciones. En el caso de *C. litteratum*, esta es una especie bastante común en aguas poco profundas con fondos arenosos o rocosos, donde generalmente se puede encontrar alrededor de los arrecifes de coral (Houbrick 1974).

En cuanto al infralitoral, el bivalvo *Arcopsis adamsi* y el gasterópodo *Claremontiella nodulosa* fueron las especies con mayor abundancia para El Latal y Punta El Inglés, respectivamente. La abundancia de *A. adamsi* en el infralitoral de El Latal se puede explicar por la preferencia de esta especie a biotopos mixtos de roca y arena, característicos de este estrato del litoral rocoso (Oliver & Jarnegren 2004). En el caso de *C. nodulosa*, su presencia es mayor en áreas con rocas fragmentadas, cubiertas de sedimentos y algas pardas ramificadas, las cuales fueron evidentes en el infralitoral de Punta El Inglés.

Con relación a la dinámica temporal, los resultados mostraron variaciones de las poblaciones de moluscos durante las épocas climáticas, los mayores valores de abundancias de las especies se presentaron durante la época seca y los más bajos en época de lluvias. Los cambios en la abundancia de las especies, teniendo en cuenta los distintos momentos evaluados, pueden estar relacionados con la tasa de precipitación en la época de lluvias, lo que genera fuertes reducciones en la salinidad, y a su vez causan la resuspensión de material del fondo, lo que perjudica a los organismos por el aumento de la carga de sedimentos en suspensión, experimentando altas mortalidades y ocasionando fluctuaciones en la distribución y el tamaño de las poblaciones (Boesch *et al.* 1976, Monti *et al.* 1991, Merchán 2010). Las variaciones en la riqueza y abundancia de moluscos tomando en cuenta las épocas climáticas pueden estar relacionadas por cambios significativos en la biomasa y el número de especies de macroalgas intermareales, las cuales son la base de alimentación de muchas especies (Ojeda 2012). Asimismo, Beukema (1992) indican la importancia que juegan los factores climáticos y sus variaciones en la estructuración del bentos.

Los resultados obtenidos con el MDS ponen en evidencia que algunas especies son representativas para la zona supralitoral, el mesolitoral y otras para la franja infralitoral. Castro & Huber (2003) manifiestan que esta preferencia se puede deber a factores físicos y biológicos a los que están sometidos dichos organismos. Por otro lado, Herrera-Paz *et al.* (2013) mencionan que la presencia o ausencia de estas especies en zonas específicas del litoral rocoso podría ser explicada principalmente por las características intrínsecas de cada especie.

La información generada en este trabajo evidencia que el litoral rocoso de Isla Fuerte es un ecosistema estratégico con una alta diversidad de moluscos, en donde la riqueza y abundancia de las especies de este grupo taxonómico disminuyó desde el supralitoral hasta el infralitoral, lo que pone de manifiesto que el ensamblaje de moluscos varía de acuerdo con las zonas del litoral rocoso. Asimismo, la composición de la malacofauna difiere de acuerdo con las

épocas climáticas. Teniendo en cuenta que las localidades de Punta El Inglés y El Latal presentan presiones antropogénicas como el turismo no sostenible, la extracción de piedras y arenas en zonas intermareales (Huertas 2000, Garay-Tinoco 2010, Bernal-Guevara 2017). Los resultados de este trabajo pueden utilizarse con fines de vigilancia ambiental, elemento esencial del componente práctico del principio de precaución. Además, se puede emplear para conocer el estado, la dinámica y evolución de la fauna asociada a este ecosistema ante estas amenazas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad de Córdoba por el respaldo logístico y financiero; al grupo de trabajo del Laboratorio de Microscopía del Centro de Investigación Piscícola (CINPIC) y a Jorge Llorente por su colaboración en la toma y edición de las fotografías. A Juan Vergara por su asesoría en la parte estadística. Agradecemos a la comunidad de Isla Fuerte por el apoyo en campo, a Cedar I. García-Ríos de la Universidad de Puerto Rico y Juan Manuel Díaz Merlano de la Universidad Nacional de Colombia por su gentil ayuda en el proceso de identificación de algunas especies. A la editora en jefe MSc. Pilar Muñoz Muga, Lic. Pamela Contreras y a los revisores que con sus valiosos comentarios enriquecieron ampliamente la calidad del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Abbott R & P Morris. 1995.** Shells of the Atlantic and Gulf Coasts and the West Indies, 663 pp. Peterson Field Guides, Boston-New York.
- Almanza L, F Bolívar, S Borrero, I Caiafa, K de las Salas, MG Luque & JC Valdelamar. 2004.** Estudio preliminar de la comunidad macrobentónica del mesolitoral rocoso de Bahía Concha (Parque Nacional Natural Tayrona, Magdalena, Colombia) en agosto de 2002. *Acta Biológica Colombiana* 9: 3-9.
- Anderson PS. 1975.** Isla Fuerte. *Colombia Geográfica* 5: 119-191.
- Anderson MJ. 2005.** PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance, 24 pp. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland.
- Bandel K & E Wedler. 1987.** Hydroid, amphineuran and gastropod zonation in the littoral of the Caribbean Sea, Colombia. *Senckenbergiana Maritima* 19: 1-129.
- Barrios LM & M López-Victoria. 2001.** Gorgona Marina: contribución al conocimiento de una isla única. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales No. 7. Santa Marta, Colombia.
- Benedetti-Cecchi L & F Cinelli. 1997.** Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general? *Polar Biology* 18: 337-343.
- Bernal-Restrepo JN. 2012.** Cobertura arrecifal de Isla Fuerte, en relación con su uso y normativas de manejo, Cartagena, Bolívar, Caribe colombiano. Tesis de Ecólogo, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., 88 pp. <<https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/12450>>
- Bernal-Guevara FJ. 2017.** Entre la pesca, la agricultura y la cocina: La transformación de la alimentación en Isla Fuerte Bolívar entre 1987-2017. Tesis de Pregrado, Facultad de Ciencias Sociales Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C., 133 pp. <<https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/43039>>
- Beukema JJ. 1992.** Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 73-79.
- Boesch DF, M Wass & R Virnstein. 1976.** The dynamics of estuarine benthic communities. In: Wiley M (ed). *Estuarine processes*, pp. 30-52. Academic Press, New York.
- Branch GM. 2001.** Rocky shores. In: Steele J (ed). *Encyclopedia of ocean sciences*, pp 762-769. Academic Press, Amsterdam.
- Bullock RC & C Franz. 1994.** A preliminary taxonomic survey of the chitons (Mollusca: Polyplacophora) of Isla de Margarita, Nueva Esparta, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 54(141): 9-50.
- Castaño-Camacho G & A Moncaleano-Archila. 2007.** Modelo de evaluación de la unidad productiva de pesca en Isla Fuerte, Cartagena, Bolívar. *Universidad & Empresa* 6: 195-209.
- Castro P & ME Huber. 2003.** *Marine biology*, 468 pp. McGraw-Hill, New York.
- Chapperon C & L Seuront. 2011.** Behavioral thermoregulation in a tropical gastropod: links to climate change scenarios. *Global Change Biology* 17: 1740-1749.
- Chappuis E, M Terradas, ME Cefali, S Mariani & E Ballesteros. 2014.** Vertical zonation in the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 147: 113-122.
- Cole RG, RG Creese, RV Grace, P Irving & BR Jackson. 1992.** Abundance patterns of subtidal benthic invertebrates and fishes at the Kermadec Islands. *Marine Ecology Progress Series* 82: 207-218.
- Correa D. 2007.** Análisis multitemporal de la transformación de las coberturas terrestres entre 1946 y 2006, como aporte al fortalecimiento del área marina protegida. Tesis de Pregrado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, 144 pp.
- Daza-Guerra CA, NJ Martínez-Hernández & JC Narváez-Barandica. 2018.** Population aspects of burgao *Cittarium pica* (Gastropoda: Tegulidae) in the rocky shore of Santa Marta, Magdalena, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 430-442.
- Díaz JM & M Puyana. 1994.** Moluscos del Caribe colombiano. Un catálogo ilustrado, 291 pp. Colciencias, Fundación NATURA e INVEMAR, Bogotá.
- Díaz JM, JA Sánchez & G Díaz-Pulido. 1996.** Geomorfología y estructura de arrecifes recientes de Isla Fuerte y Bajo Bushnell, estante continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras INVEMAR* 25: 87-105.

- Díaz JM, LM Barrios, MH Cendales, J Garzón-Ferreira, J Geister, M López-Victoria, GH Ospina, F Parra-Velandia, J Pinzón, B Vargas-Argel, FA Zapata & S Zea. 2000.** Áreas Coralinas de Colombia. INVEMAR, Serie Publicaciones Especiales 5: 1-176.
- Díaz-Sánchez CM & A Batista-Morales. 2011.** Estado de conocimiento litorales rocosos. Serie de Publicaciones Periódicas INVEMAR 8: 155-174. Santa Marta, Colombia.
- Fernández J & M Jiménez. 2006.** Estructura de la comunidad de moluscos y relaciones tróficas en el litoral rocoso del estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 54: 121-130.
- Fernández-Malavé J & M Jiménez-Prieto. 2007.** Fauna malacológica del litoral rocoso de la Costa Sur del Golfo de Cariaco y Costa Norte del Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 3-11.
- Fernández J, M Jiménez & T Allen. 2014.** Diversidad, abundancia y distribución de la macrofauna bentónica de las costas rocosas al norte del Estado Sucre, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 62: 947-956.
- Galli C. 2016.** WMSDB – Worldwide Mollusc Species Database by Bagni Linggia. Genova. <<http://www.bagnilinggia.it/WMSD/WMSDhome.htm>>
- Garay-Tinoco J. 2010.** Informe del estado de los ambientes y recursos marinos y costeros en Colombia: Año 2009. Serie de Publicaciones Periódicas, INVEMAR 8: 133-159.
- García-Ríos CI & M Álvarez-Ruiz. 2011.** Diversidad y microestructura de quitones (Mollusca: Polyplacophora) del Caribe de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 59: 129-136.
- García-Suárez SD, A Acosta, E Londoño-Cruz & K Cantera. 2012.** Organismos sésiles y móviles del litoral rocoso: en el Pacífico Colombiano: Una guía visual para su identificación. INVEMAR Serie de Documentos Especiales 26: 1-133.
- Glynn PW. 1964.** Common marine invertebrate animals of the shallow waters of Puerto Rico, 153 pp. Instituto de Biología Marina, Universidad de Puerto Rico, Mayaguez, Puerto Rico.
- Herrera-Paz DL, E Londoño Cruz & JF Blanco. 2013.** Distribución espacial del ensamblaje de macroinvertebrados asociada al litoral rocoso del PNN Ensenada de Utría, Pacífico Colombiano. *Revista de Ciencias* 17: 137-149.
- Houbrick RS. 1974.** The genus *Cerithium* in the Western Atlantic. *Johnsonia* 50(5): 33-82.
- Huertas J. 2000.** Caracterización estructural, composición y estado de salud de las formaciones coralinas de Isla Fuerte, Bajo Burbujas y Bajo Bushnell, Caribe colombiano. Tesis de Pregrado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Antioquia, Medellín, 94 pp.
- Mejía-Ladino LM & JR Cantera-Kintz. 2006.** Bases científicas y valoración de la biodiversidad marina y costera de Bahía Málaga (Valle del Cauca), como uno de los instrumentos necesarios para que sea considerada un Área Protegida, 165 pp. Informe Científico Final, INVEMAR-UNIVALLE-INCIVA, Cali.
- Jaleel KA, UV Parameswaran, A Gopal, S Manokaran & TV Joydas. 2022.** Spatio-temporal variations of benthic communities along the coast. In: Godson PS, SG Gnana & S Krishnakumar (eds). *Ecology and biodiversity of benthos*, pp. 287-313. Elsevier, San Diego.
- Jiménez M, B Márquez & O Díaz. 2004.** Moluscos del litoral rocoso en cuatro localidades del estado Sucre, Venezuela. *Saber, Universidad del Oriente, Venezuela* 16: 9-18.
- Jones WE. 1980.** Field teaching methods in shore ecology. In: Price JH, DEG Irvine & WH Farnham (eds). *The shore environment Vol. 1. Methods. The systematics association special* 17: 1-321. Academic Press, London.
- Lewis RJ. 1972.** The ecology of rocky shores. A biological or physical entity? *Oikos* 12: 280-301.
- Livore JP, MM Mendez, E Klein, L Arribas & G Bigatti. 2021.** Application of a simple, low-cost, low-tech method to monitor intertidal rocky shore Assemblages on a Broad Geographic Scale. *Frontiers in Marine Science* 8: 1-10.
- Lodeiros C, B Marín & A Prieto. 1999.** Catálogo de moluscos marinos de las costas nororientales de Venezuela: Clase Bivalvia, 109 pp. Apudons, Caracas.
- Londoño-Cruz E, JL Cuellar & GA Castellanos-Galindo. 2008.** Fauna asociada a la zona rocosa intermareal en las localidades de Cambura (Punta Cruces) y El Acuario (Cabo Marzo). En: Giraldo A & B Valencia (eds). *Chocó, paraíso por naturaleza: Punta Cruces y Cabo Marzo*, pp. 77-91. Editorial Universidad del Valle, Santiago de Cali.
- Londoño-Cruz E, LÁ López de Mesa-Agudelo, F Arias-Galvez, DL Herrera-Paz, A Prado, LM Cuella & J Cantera. 2014.** Distribution of macroinvertebrates on intertidal rocky shores in Gorgona Island, Colombia (Tropical Eastern Pacific). *Revista de Biología Tropical* 62: 189-198.
- López N & SG Núñez. 1987.** Evolución bimensual de las comunidades sésiles y hemisésiles del litoral rocoso de Bocachica, Isla de Tierra Bomba, Caribe colombiano. *Ciencias Marinas* 25: 629-646.
- López-Victoria M, JR Cantera, JM Díaz, DM Roza, BO Posada & A Osorno. 2004.** Estado de los litorales rocosos en Colombia: acantilados y playas rocosas. En: INVEMAR (ed). *Informe del estado de los ambientes marinos y costeros en Colombia*, pp. 171-182. INVEMAR, Santa Marta.
- Margalef R. 1995.** *Ecología*, 951 pp. Ediciones Omega, Barcelona.
- Marval J. 1986.** Diversidad de moluscos en dos playas rocosas de la Isla de Margarita, Venezuela. Tesis de Pregrado, Universidad de Oriente, Cumaná, 127 pp.
- Mendoza-Rueda L. 2014.** Determinación de la composición y estructura de la comunidad de moluscos en la zona intermareal rocoso de San Juan de Marcona (Ica, Perú) de septiembre a noviembre del 2010. Tesis de Pregrado, Universidad Nacional de San Agustín, Arequipa, 135 pp.
- Merchán A. 2010.** Dinámica poblacional del chipi chipi *Donax denticulatus*, *D. striatus* y *Anomalocardia brasiliana* en la bahía de Cispatá, Córdoba, Caribe colombiano. Tesis Magíster en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta, 111 pp.
- Mille-Pagaza SM, A Pérez & OH Quiñones. 1994.** Fauna malacológica bentónica del litoral de Isla Socorro, Revillagigedo, México. *Ciencias Marinas* 20: 467-486.
- Miller LP & MW Denny. 2011.** Importance of behavior and morphological traits for controlling body temperature in littorinid snails. *The Biological Bulletin* 220: 209-223.

- Molares R. 2004.** Clasificación e identificación de las componentes de marea del Caribe colombiano. *Boletín Científico CIOH* 22: 105-114.
- Monti D, L Frenkiel & M Moueza. 1991.** Demography and growth of *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin) (Bivalvia: Veneridae) in a mangrove, in Guadeloupe (French West Indies). *Journal of Molluscan Studies* 57: 249-257.
- Motulsky HJ. 2003.** Prism 4 Statistics Guide- Statistical analyses for laboratory and clinical researchers. GraphPad Software Inc., San Diego. <www.graphpad.com>
- Ojeda J. 2012.** Dinámica estacional de macroalgas y moluscos intermareales y su relación con el conocimiento tradicional ecológico yagán, en canales subantárticos del Cabo de Hornos: Una aproximación biocultural desde la filosofía ambiental de campo. Tesis de Magister en Ciencias, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, 144 pp.
- Oksanen J. 2015.** Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. <<https://john-quensen.com/wp-content/uploads/2018/10/Oksanen-Jari-vegantutor.pdf>>
- Oksanen J, G Simpson, F Blanchet, R Kindt, P Legendre, P Minchin, R O'Hara, P Solymos, M Stevens, E Szoecs, H Wagner, M Barbour, M Bedward, B Bolker, D Borcard, G Carvalho, M Chirico, M De Caceres, S Durand, H Evangelista, R FitzJohn, M Friendly, B Furneaux, G Hannigan, M Hill, L Lahti, D McGlenn, M Ouellette, E Ribeiro-Cunha, T Smith, A Stier, C Ter Braak & J Weedon. 2022.** vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-5. <<https://github.com/vegandevs/vegan>>
- Oliver PG & J Jarnegren. 2004.** How reliable is morphology-based species taxonomy in the Bivalvia? A case study on *Arcopsis adamsi* (Bivalvia: Arcoidea) from the Florida Keys. *Malacologia* 46: 327-338.
- Orosio C & V Cantuarias. 1989.** Vertical distribution of mollusks on the Rocky Intertidal of Easter Island. *Pacific Science* 43: 302-315.
- Prieto MJ, B Márquez & O Díaz. 2004.** Moluscos del litoral rocoso en cuatro localidades del estado Sucre, Venezuela. *Saber, Universidad de Oriente* 16: 9-18.
- Quirós-Rodríguez JA, JE Arias-Ríos & RR Vega. 2010.** Estructura de las comunidades macroalgales asociadas al litoral rocoso del Departamento de Córdoba, Colombia. *Caldasia* 32: 339-354.
- Quirós-Rodríguez JA, JE Arias-Ríos & NH Campos-Campos. 2015.** Ensamblaje de quitones (Mollusca: Polyplacophora) en el litoral rocoso del departamento de Córdoba, Caribe colombiano. *Actualidades Biológicas* 37: 177-184.
- Satyam K & G Thiruchitrambalam. 2018.** Habitat ecology and diversity of rocky shore fauna. In: Sivaperuman C, A Velmurugan, AK Singh & I Jaisankar (eds). *Biodiversity and climate change adaptation in tropical islands*, pp. 1-785. Academic Press, London.
- Sibaja-Cordero J & J Cortés. 2008.** Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific). *Revista de Biología Tropical* 56: 91-104.
- Somero GN. 2002.** Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integrative & Comparative Biology* 42: 780-789.
- Souza S, H Matthews-Cascon & ED Couto. 2020.** Taxonomic and functional diversity of mollusk assemblages in a tropical rocky intertidal zone. *Iheringia. Série Zoológica* 110: 1-10.
- Stephenson TA & A Stephenson. 1949.** The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology* 3: 289-305.
- Tan SK & R Clements. 2008.** Taxonomy and distribution of the Neritidae (Mollusca: Gastropoda) in Singapore. *Zoological Studies* 47: 481-494.
- Tejada-Pérez C. 2014.** Diversidad específica y zonación vertical de los moluscos del litoral rocoso de la provincia de Islay-Arequipa, noviembre y diciembre del 2013. Tesis de Biólogo, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, San Agustín de Arequipa, 115 pp.
- Tejada-Pérez C, F Villasante, C Luque-Fernández & CL Tejada-Begazo. 2018.** Riqueza y distribución vertical de los moluscos del litoral rocoso de la provincia de Islay, Arequipa, al sur del Perú. *Revista Ciencias Marinas y Costeras* 10: 47-66.
- Tlig-Zouari S, L Rabaoui, H Fguiri, M Diawara & OKB Hassine. 2010.** Spatial diversity of rocky midlittoral macro-invertebrates associated with the endangered species *Patella ferruginea* (Mollusca: Gastropoda) of Tunisian coastline. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 275-283.
- Vegas M. 1971.** Introducción a la ecología del bentos marino, 98 pp. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico de OEA, Washington DC.
- Walther BA & S Morand. 1998.** Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116: 395-405.
- Warmke G & R Abbott. 1962.** Caribbean seashells, 384 pp. Livingston, Narberth.
- Williams GA. 1994.** The relationship between shade and molluscan grazing in structuring communities on a moderately-exposed tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 178: 79-95.
- WoRMS. 2022.** World Register of Marine Species. VLIZ - Flanders Marine Institute, Oostende. <<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=51>>

Recibido el 20 de abril del 2021
 Aceptado el 13 de mayo de 2022