

UCLV
Universidad Central
"Marta Abreu" de Las Villas



FCA
Facultad de
Ciencias Agropecuarias

TRABAJO DE DIPLOMA

Departamento de Biología

Autora: Eliany Ramos Martínez

Tutores: Msc. Yunier Olivera Espinos

Dr. C. Fabián Pina Amargós

Santa Clara, Junio 2018
Copyright©UCLV

Este documento es Propiedad Patrimonial de la Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, y se encuentra depositado en los fondos de la Biblioteca Universitaria “Chiqui Gómez Lubian” subordinada a la Dirección de Información Científico Técnica de la mencionada casa de altos estudios.

Se autoriza su utilización bajo la licencia siguiente:

Atribución- No Comercial- Compartir Igual



Para cualquier información contacte con:

Dirección de Información Científico Técnica. Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas. Carretera a Camajuaní. km 5½. Santa Clara. Villa Clara. Cuba. CP. 54 830

Teléfonos.: +53 01 42281503-1419



Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Departamento de Biología

Tesis de Diploma

Diversidad beta entre comunidades de peces de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba

Autora: Eliany Ramos Martínez

Tutor MSc. Yunier Olivera Espinosa¹

Dr.C. Fabián Pina Amargós²

¹Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros, yunier@ciec.cu

²Marlin S.A., fabianpina1972@gmail.com

Santa Clara, junio 2018



*Dedico todos estos años o a las personas
más importantes en mi vida.*

*A mis abuelos (Mamita, Marta y
Rafael)*

Esta tesis va dedicada a ustedes no solo porque los amo sino porque

Ustedes son una deliciosa mezcla de risas, historias maravillosas y amor

Ustedes tienen el corazón de un ángel y son el sostén de esta maravillosa familia

Agradecimientos

A todos los que estuvieron para mí, en las buenas y en especial en las malas.. Muchas Gracias!!

A la mejor familia del mundo, la mía, por estar siempre al tanto de mis estudios, por su sacrificio estos años para que yo cumpliera mis sueños y por apoyarme en todo momento (Los quiero a todos y gracias por estar en mi vida).

A Ginger, Matilde y a Pollito por esos momentos malos en la beca los cuales siempre enfrentamos con chismes, risas, cuentos y muchas bromas entre todas.... jajaaa.

A Mantilla y a CC por ser mis amigas estos años, especialmente compañeras de animes y series.

Al club de Dota del 301B por esos momentos de risas y juego mental que disfrute mucho. Gracias a los maestros Leo y Dionis por enseñarme a jugar, a Felix y Julio por pelearme y a Gaby, David y Fidel por no preocuparse por lo mala que era y defenderme. Gracias chicos por esos momentos de distracción que uno necesita antes de las pruebas y seminarios.

Flaco gracias por ser tan bromista siempre y tener buena cara para cualquiera situación

David nunca pensé que conocería alguien más cabezota y porfiado que yo... gracias por demostrar que me equivoque.

Ariandy, Felix, Gaby y Julio por sus constantes ocurrencias que nunca permitieron que me aburriese de escucharlos siempre era algo nuevo de lo que reírse....soy su fan número 1.

A Inés, Miguelín y Vivian por prestarme su posada cada vez que la necesitaba y hacer que me sienta como si estuviera en casa. Gracias por esos ricos potajes los fines de semana.

A (Lila) por ser como una mamá para nosotros cuando estábamos en el CIEC. A Nela, Mikel por ser tan atentos con nosotros en el centro.

A José(el negrito), Jorge, Vitico y Maibelin por ser unos estupendos compañeros de cuarto, amigos y por tener que soportarme todos los días.....Gracias por hacerme reír y distraerme cuando tenía mucho trabajo.

A mi tutor (Y. M) por ser paciente conmigo y estar presente cada vez que lo necesitaba.

Yandy Rodríguez Cueto y a los colaboradores del proyecto sur por su ayuda en esta investigación.

Resumen

La diversidad beta es clave para la biodiversidad en general, con una utilidad importante en la implementación de estrategias de manejo y conservación. En este trabajo se analiza la influencia de la distancia geográfica y la composición de hábitats sobre la disimilitud entre las comunidades de peces de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba. Las comunidades de peces se caracterizaron a partir de los informes del proyecto “Aplicación de un enfoque regional al manejo de las áreas protegidas marinas y costeras en los Archipiélagos del Sur de Cuba” GEF/PNUD. Los componentes de la diversidad beta, recambio de especies y anidamiento, fueron calculados mediante el índice de disimilitud de Jaccard, y se aplicaron pruebas de Mantel para analizar la influencia de la distancia geográfica y la composición de hábitats sobre dichos componentes. En las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba se encontró una alta diversidad beta determinada por el recambio de especies en las comunidades de peces. Aunque el valor de anidamiento fue bajo, la mayoría de las AMP estuvieron altamente anidadas dentro del Parque Nacional Jardines de la Reina, debido a la alta diversidad de especies, el estado de conservación y el aislamiento de las comunidades de esta reserva. La distancia geográfica entre las AMP de la costa sur de Cuba no influyó significativamente sobre la diversidad beta. En cambio, la composición de hábitats fue determinante, lo que demuestra la fuerte asociación entre las especies y los hábitats en que viven.

Palabras clave: recambio de especies, anidamiento, composición de hábitats, distancia geográfica, disimilitud

Abstract

Beta diversity is key to biodiversity in general, with an important utility in the implementation of management and conservation strategies. This paper analyzes the influence of geographical distance and habitat composition on the dissimilarity among fish communities of the Protected Marine Areas of the south coast of Cuba. Fish communities were characterized from project reports of the "Application of a regional approach to the management of marine and coastal protected areas in the Archipelagos of the South of Cuba" GEF/UNDP project. The components of beta diversity, species turnover and nestedness, were calculated using the Jaccard dissimilarity index, and Mantel tests were applied to analyze the influence of geographical distance and habitat composition on these components. In the Marine Protected Areas of the south coast of Cuba, a high beta diversity was found, determined by the species turnover among the fish communities. Although the nestedness was low, most of the MPAs were highly nested within the Jardines de la Reina National Park, due to the high species diversity, the conservation status and the isolation of communities of this reserve. The geographic distance between the MPAs on the south coast of Cuba did not significantly influence beta diversity. On the other hand, the habitat composition was decisive, which shows the strong association between the species and the habitats in which they live.

Key words: species turnover, nestedness, habitat composition, geographic distance, dissimilarity

Tabla de contenidos

1. Introducción	1
2. Revisión Bibliográfica	4
2.1. Comunidades de peces en los ecosistemas cubanos	4
2.1.1. Diversidad de peces en los biotopos marinos.....	5
2.2. Áreas Marinas Protegidas.....	8
2.2.1. Abundancia de peces en Áreas Marinas Protegidas	10
2.2.2. Conectividad entre ecosistemas	11
2.2.3. Efectividad del tamaño de la reserva	12
2.3. Diversidad biológica	13
2.3.1. Importancia de la Diversidad Biológica.....	13
2.3.2. Diversidad beta.....	14
3. Materiales y Métodos.....	17
Área de estudio.....	17
Obtención de datos.....	19
Análisis de los datos	20
3.1. Diversidad beta	20
3.2. Composición de hábitats y distancia geográfica entre las AMP.....	21
4. Resultados.....	22
4.1. Diversidad beta	24
4.2. Composición de hábitats.....	27
Influencia de la distancia geográfica y la composición del hábitats sobre la diversidad beta y sus componentes	28
5. Discusión	30
5.1. Composición de hábitats.....	33
5.2. Diversidad beta	34
6. Conclusiones	39
7. Recomendaciones.....	40
8. Referencias bibliográficas.....	41
Anexos	54
Anexo I. Diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba	54
Anexo II. Diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba	55
Anexo III. Anidamiento entre las AMP de la costa Sur de Cuba	56
Anexo IV. Recambio de especies entre las AMP de la costa Sur de Cuba.....	57
Anexo V. Composición de hábitats de las AMP de la costa Sur de Cuba.....	58

1. Introducción

Uno de los principales retos de la ecología es el estudio de la composición y distribución de las comunidades biológicas, y su relación con las condiciones ambientales a escala local o regional (Medeiros *et al.*, 2016). Un enfoque útil para estudiar esta relación es dividir la diversidad biológica en niveles. La partición de la diversidad permite una mejor comprensión de los mecanismos que determinan la estructura de las comunidades a lo largo de gradientes ambientales y en varias escalas espaciales (Arita y Rodríguez, 2002).

La diversidad total de una región (diversidad gamma) está compuesta por los componentes de la diversidad alfa y la diversidad beta, lo cual puede variar a lo largo de gradientes espaciales y temporales (Whittaker, 1972). La diversidad alfa se corresponde con la diversidad local y puede estimarse por la riqueza de especies o mediante índices de diversidad. La diversidad beta es una medida de disimilitud en la composición comunitaria entre áreas (Jaksic y Marone, 2007).

La diversidad beta es un componente clave para la biodiversidad porque evalúa si las áreas comparten especies similares, por tanto, es clave para el entendimiento de los factores que determinan la estructura de las comunidades a varias escalas (e incluso de metacomunidades) y para las estrategias de manejo y conservación (Villéger *et al.*, 2012). La diversidad beta se puede dividir en dos componentes: el recambio de especies y el anidamiento (Medeiros *et al.*, 2016). El recambio es la sustitución de algunas especies por otras a lo largo de gradientes espaciales y temporales (Baselga, 2010). El anidamiento ocurre cuando las especies presentes en sitios con baja biodiversidad constituyen un subgrupo de la composición de especies típica de los sitios más diversos biológicamente (Harrison *et al.*, 1992; Medeiros *et al.*, 2016).

La división de la diversidad en sus componentes (recambio y anidamiento) tiene una utilidad importante en la implementación de estrategias de manejo y conservación (Arita y Rodríguez, 2002; Angeler, 2013). Cuando la diversidad beta está determinada por el anidamiento, las estrategias de conservación deberían priorizar las áreas con mayor diversidad de especies (Arita y Rodríguez, 2002; Medeiros *et al.*, 2016). Sin embargo, en escenarios donde las diferencias entre las comunidades están dadas por el recambio de especies, deberían protegerse varios sitios (Arita y Rodríguez, 2002; Medeiros *et al.*, 2016).

En Cuba, el funcionamiento de las Áreas Marinas Protegidas (AMP) se ha evaluado desde varios enfoques. Por ejemplo, la efectividad de manejo (Angulo-Valdés, 2005), el efecto de la protección sobre las comunidades de peces (Pina-Amargos, 2008; Pina-Amagós *et al.*, 2014), o la caracterización de los recursos biológicos (Proyecto “Aplicación de un enfoque regional al manejo de áreas costeras y marinas protegidas en los archipiélagos del sur de Cuba” PNUD/GEF CUB/3973). Estas investigaciones corroboran que dicho funcionamiento depende en gran medida de la alta conectividad que existe en el medio marino a nivel local y regional, la existencia de notables gradientes espaciales, el predominio de especies con amplia distribución, alta renovación y mezcla de poblaciones y gran extensión y complejidad de los ecosistemas.

Son escasos los estudios en los que se analiza el grado de relación entre las AMP establecidas en Cuba. Se desconoce cómo la conectividad afecta la composición y estructura de las poblaciones naturales en escalas espaciales regionales y cuáles son las implicaciones para las estrategias de conservación. En este sentido, varias interrogantes siguen sin responderse: ¿cuál es el grado de conectividad o similitud de los componentes naturales entre las AMP?, ¿esta (di) similitud está relacionada con la distancia geográfica entre las AMP o está dada por las características de los hábitats de dichas áreas?

Dadas estas interrogantes, en la presente investigación se evaluará la siguiente hipótesis: las comunidades naturales de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba presentan una baja diversidad beta debido a la alta conectividad entre sus ecosistemas. De ser cierta esta afirmación, entonces (i) las comunidades de peces de las AMP de la costa sur de Cuba muestran una baja diversidad beta debido a un alto anidamiento y bajo recambio de especies, y (ii) esta baja diversidad beta está más relacionada con la distancia geográfica entre las AMP que con la composición de hábitats de dichas áreas.

Objetivo general:

Evaluar la diversidad beta entre comunidades de peces de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba

Objetivos específicos:

1. Caracterizar la diversidad beta entre las comunidades de peces en las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba, a través de sus componentes: recambio de especies y anidamiento.
2. Analizar la influencia de la distancia geográfica y composición de hábitats sobre los componentes de la diversidad beta entre las comunidades de peces de las AMP de la costa Sur de Cuba.

2. Revisión Bibliográfica

2.1. Comunidades de peces en los ecosistemas cubanos

En el medio acuático, los peces se encuentran entre los organismos de mayor diversidad y juegan un papel determinante en las comunidades y ecosistemas. Los peces son de gran importancia por su papel modulador a través de la depredación, el herbivorismo, la bioerosión y otros aspectos vinculados a la actividad trófica (Pina-Amargós *et al.*, 2007). Además, la importancia de los peces es reforzada por ser el objeto primordial de la actividad pesquera, una de las principales actividades humanas en los océanos (Freon y Misund, 1999).

La ictiofauna del Caribe es la más rica del Atlántico debido a la distribución de los arrecifes coralinos. El régimen de circulación existente en la región favorece el transporte de larvas desde las Antillas Menores y su dispersión en la plataforma cubana (Paris *et al.*, 2005). No obstante, la plataforma cubana se diferencia de otras del Caribe por su notable extensión, poca profundidad y la presencia en ella de una gran cantidad de bajíos, islas, cayos y cayuelos que determinan una mayor complejidad, diversidad de biotopos y diferencias significativas entre algunas de sus regiones (Kendall *et al.*, 2002).

En el Caribe, los grandes depredadores, en especial tiburones y grandes meros, están ausentes de la mayoría de los arrecifes. Esto significa que la mayor parte de la biomasa de peces se compone de pequeños peces carnívoros, tales como hemúlidos, meros, pargos pequeños; y peces planctívoros, como el pez damisela; y los herbívoros, como el pez loro y el cirujano (Mumby *et al.*, 2014). Existen factores ambientales que desempeñan un importante papel en la estructura de las comunidades de peces. Los más importantes son la temperatura, salinidad, profundidad del agua, turbidez, características morfológicas del sustrato y la sombra (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2004).

La ictiofauna marina de Cuba es probablemente la más rica de las Antillas. Está compuesta aproximadamente por 1 120 especies, 84 de la Clase Chondrichthyes (tiburones y rayas) y 1 031 especies de la clase Actinopterygii (peces óseos). La mayor riqueza de especies se presenta en el orden Perciformes, en el cual se consignan 62 familias, 245 géneros y 485 especies. Entre las

familias con mayor diversidad en las aguas costeras de Cuba, se encuentran: Serranidae, Carangidae, Labridae, Scaridae, Lutjanidae, Labrisomidae, Gobiidae y Haemulidae (Sotolongo, 2015).

A juzgar por los límites de distribución de las especies de peces reportadas en el Gran Caribe, y que no están registradas para Cuba, se estima que al menos unas 85 especies más pudieran estar presentes en aguas cubanas (Claro, 2006a). Del total de especies registradas para Cuba, unas 620 son típicas de la zona litoral, de las cuales más de 520 guardan determinada asociación con el fondo (demersales). Mientras que unas 100 especies prefieren la columna de agua como hábitat (pelágico-neríticas). Estas especies se encuentran vinculadas a los arrecifes, manglares y otros biotopos someros (Claro *et al.*, 2001; Claro, 2006b).

2.1.1. Diversidad de peces en los biotopos marinos

La relación entre las características de los hábitats y las comunidades de peces ha sido ampliamente tratada en la literatura científica alrededor del mundo (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2004) pero no ha dejado de ser un tema polémico. Los hábitats estructuralmente más complejos han sido asociados con la mayor abundancia, riqueza de especies y biomasa (Jones *et al.*, 2004).

Según Claro y Reshetnikov (1994) los principales biotopos del ecosistema marino en Cuba son:

- Arrecifes coralinos y fondos duros no colonizados
- Fondos duros no arrecifales (de aguas interiores)
- De sedimentos no consolidados (arena, fango)
- Pastos y macroalgas
- Manglares
- Lagunas costeras y estuarios
- Costas rocosas bajas o con acantilados
- Playas

Estos biotopos no se encuentran de forma aislada, existe un flujo bidireccional de especies, biomasa y energía entre ellos (Campos, 2012). Por ejemplo, entre los arrecifes, los manglares y los pastos marinos se producen migraciones diurnas y estacionales de numerosas especies. Muchos peces que por el día habitan en los arrecifes o manglares, por la noche se alimentan en

los pastos marinos y trasladan al hábitat diurno la energía consumida, contribuyendo a la productividad biológica (Claro *et al.*, 2001).

Los peces de las lagunas costeras realizan migraciones de desove hacia los pastos marinos y algunas especies se reproducen cerca de los arrecifes (Claro y Robertson, 2010). Asimismo, las comunidades de los manglares y pastos son receptores permanentes de larvas planctónicas provenientes del mar abierto. Las etapas juveniles de muchos peces arrecifales se desarrollan en las zonas estuarinas, los manglares o los pastos marinos, reflejando así, la naturaleza integral e interdependiente de los ecosistemas marinos (Campos, 2012).

Los factores que determinan la gran diversidad y abundancia de peces en los biotopos cubanos son: el alimento, la diversidad de los refugios y el espacio vital (Claro y Reshetnikov, 1994). Por ello, la mayor diversidad de especies se encuentra en las pendientes y crestas arrecifales, aunque también en arrecifes de parche cercanos a la pendientes arrecifales (Cobián, 2010; García-Rodríguez, 2010).

Dentro de los principales biotopos se encuentran los arrecifes de coral, los cuales se distribuyen en forma de crestas, barreras coralinas, cabezos, fondos de camellones y terrazas rocosas. Los arrecifes son ecosistemas muy complejos, que basan su actividad en el reciclado de nutrientes y presentan una alta diversidad (Alcolado, 2006). La diversidad de especies en los cabezos y parches puede ser alta si estos se encuentran cerca de los arrecifes, pero en aquellos aislados como pastos marinos o arenales, la diversidad es mucho menor aunque la biomasa es generalmente muy alta (García-Rodríguez, 2010).

En las crestas arrecifales, la diversidad de especies es similar a la de las pendientes, con un claro predominio de *Haemulon flavolineatum* (Desmarests, 1823), *Thalassoma bifasciatum* (Bloch, 1791), *Haemulon sciurus* (Shaw, 1803) y *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus, 1758) (Campos, 2012). Los peces herbívoros barberos (*Acanthurus* spp.) y loros (*Scarus* spp. y *Sparisoma* spp.) también son abundantes en este hábitat, los cuales desempeñan un importante papel en los ecosistemas marinos, favoreciendo el estado de salud de los corales (Alcolado, 2006). La distribución y abundancia de estas especies en este hábitat está determinada por sus características morfológicas y conductuales, su relación con la topografía de los hábitats, la accesibilidad al alimento y la posibilidad de escapar de los depredadores (Sierra *et al.*, 2001).

Los arrecifes de parches pueden concentrar grandes cantidades de peces en un área muy pequeña, los cuales son utilizados como refugio o como punto de referencia durante el día, mientras que de noche los peces se dispersan para forrajear por las extensas praderas marinas que los rodean (García-Rodríguez, 2010). Sin embargo, en los arrecifes de parche y cabezos, las especies más frecuentes y abundantes son los roncós (Haemulidae), principalmente *Haemulon plumieri* (Lucepède, 1801), *H. flavolineatum* y *H. sciurus*. Otras especies predominantes son los pargos (Lutjanidae), las doncellas (Labridae), los barberos (*Acanthurus* spp.) y algunos loros como *Sparisoma viride* (Bonnaterre, 1788) (Claro *et al.*, 2001; Claro, 2006a).

Los manglares son ecosistemas de gran importancia que mantienen el equilibrio en la zona costera impidiendo el avance de la intrusión salina y permiten la conservación de la biodiversidad, al servir de hábitat permanente o temporal para especies endémicas, raras, amenazadas o en peligro de extinción (Suman, 1994). Las especies más predominantes son los pargos, los roncós, las anchoas (Engraulidae), las manjúas, sardinas (Clupeidae) y los cabezotes (Atherinidae).

Según Cocheret de la Morinière *et al.* (2003), los adultos de algunas especies de roncós y pargos suelen buscar refugio en los manglares durante el día, mientras que en las noches salen a alimentarse en los pastos marinos adyacentes. El papel protector que tienen los manglares en Cuba es de vital importancia para la economía nacional ya que permiten el mantenimiento de las pesquerías costeras, a través de servir de refugio a especies comerciales durante sus etapas juveniles (Menéndez y Priego, 1994).

Los pastos marinos constituyen un recurso natural de gran importancia por los servicios que prestan a otros ecosistemas marinos y al hombre (Martínez-Daranas, 2007). En este hábitat se desarrollan complejas tramas tróficas, que abarcan los ecosistemas adyacentes, y es el sustento de muchas especies de peces de importancia comercial y conservacionista (Baisre, 1985; Gillanders, 2006).

Los pastos constituyen una fuente de energía importante para peces de manglares y arrecifes, que realizan migraciones diarias (Parrish, 1989). También son importantes áreas de crianza para números peces de arrecifes, como pargos, roncós y algunos meros (Serranidae), que luego migran a arrecifes cuando crecen (García-Arteaga *et al.*, 1990). Actúan como estabilizadores del fondo, previniendo su erosión y la afectación de los arrecifes, regulan la concentración de oxígeno y gas carbónico en el mar, y condicionan fuertemente los procesos biogeoquímicos locales (Alcolado, 2006).

Las etapas juveniles de los pargos, roncós y otros peces comerciales, transcurre principalmente en los pastos marinos y en los manglares adyacentes ya que estos biotopos les proporcionan refugio y alimento (García-Rodríguez, 2010). Algunas de estas especies son de importancia pesquera, por lo que la conservación de los manglares y los pastos marinos es fundamental para el mantenimiento de una pesca sostenible (Claro y Robertson, 2010).

Los peces constituyen la mayor parte de la biomasa pesquera, con más de 140 especies bajo explotación. De estas, un pequeño grupo con gran valor económico constituye más del 50 % de las extracciones (Claro *et al.*, 2001). Sin embargo, como plantea Baisre (1985), la pesca es una de las actividades que más afecta los ecosistemas marinos. Un ejemplo puede verse en la reducción significativa de los tamaños poblacionales de algunas especies debido a la sobreexplotación, e.g. las lizas (Mugilidae) (Claro *et al.*, 2001; Martínez-Daranas, 2007). Otra consecuencia ha sido el reemplazo de especies de gran calidad y talla por otras de menos valor. La actividad pesquera no solo afecta a las especies bajo explotación, los ecosistemas también sufren perturbaciones debido a la alteración de las relaciones ecológicas y al poco tiempo que tienen para recuperarse (Martínez-Daranas, 2007).

Un grupo importante de especies comerciales o de gran impacto en el ecosistema costero son consideradas “visitantes o transeúntes” de los arrecifes, manglares y pastos marinos (Claro y Parenti, 2001). Entre los que se destacan, por su frecuencia y abundancia, la picúa (*Sphyraena barracuda* [Walbaum, 1792]), los jureles: principalmente cibí carbonero (*Caranx ruber* [Bloch, 1793]), cibí amarillo (*C. bartholomaei* [Cuvier, 1833]) y gallego (*C. latus* [Agassiz, 1831]), así como algunos escómbridos costeros donde se destaca la pintada (*Scomberomorus regalis* [Bloch, 1793]), el serrucho (*S. maculatus* [Mitchill, 1815]) y la sierra (*S. cavalla* [Cuvier, 1829]) (Claro y Parenti, 2001).

2.2. Áreas Marinas Protegidas

El deterioro que han sufrido los ecosistemas marinos alrededor del mundo durante décadas ha provocado el colapso de muchos de estos. La pesca excesiva y la contaminación, entre otros factores, han llevado al medio marino y sus recursos a un estado de sobreexplotación y degradación sin precedentes (Alcolado, 2006). Para revertir esta situación, uno de los mecanismos más utilizados por parte de los organismos y administraciones competentes es la creación de Áreas Marinas Protegidas (AMP). En su origen, las AMP se constituyeron con fines

de ocio, aunque más recientemente, se utilizan como una herramienta para prevenir la degradación de los hábitats y la sobrepesca (Navarro-Martínez y Angulo-Valdés, 2015).

Las áreas protegidas en Cuba funcionan de forma integrada a través del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Dentro de estas, las áreas marinas protegidas han tenido un desarrollo relativamente diferenciado en comparación con las áreas terrestres, sobre todo en lo referido a su implementación (Navarro-Martínez y Angulo-Valdés, 2015). Debido a múltiples factores entre ellos el menor conocimiento de las zonas marinas con relación a la terrestre, las actividades de protección y manejo resultan más costosas y requieren cumplir con más requisitos, la infraestructura y el equipamiento debe ser especializado y el personal estar debidamente capacitado (Brock *et al.*, 2012).

Los principales programas de investigación que se están ejecutando en las AMP están directamente vinculados a los tres ecosistemas marinos identificados como prioritarios para el SNAP: arrecifes coralinos, pastos marinos y manglares (Alcolado, 2006). También están enfocados en especies de interés conservacionista o económico, como las tortugas marinas (*Caretta caretta* [Linnaeus, 1758], *Eretmochelys imbricata* [Linnaeus, 1766] y *Chelonia mydas* [Linnaeus, 1758]), el manatí (*Trichechus manatus manatus* [Linnaeus, 1758]) y los cocodrilos (*Crocodylus acutus* [Cuvier, 1807] y *Crocodylus rhombifer* [Cuvier, 1807]). Y algunos peces, entre los que se encuentran el pargo criollo (*Lutjanus analis* [Cuvier, 1828]), la guasa (*Epinephelus itajara* [Lichtenstein, 1822]) y algunas especies de tiburones (Brock *et al.*, 2012).

De igual forma, se desarrollan investigaciones relacionadas con algunas especies exóticas e invasoras como el pez león (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]). También se implementan otras investigaciones relacionadas con los impactos producidos por las actividades económicas sobre los recursos naturales, por eventos meteorológicos extremos y otros procesos asociados al cambio climático (Brock *et al.*, 2012).

Las AMP de Cuba protegen una parte de la plataforma marina del país (Navarro-Martínez y Angulo-Valdés, 2015). Gran parte de estas áreas constituyen sitios de importancia para el turismo, el cual se basa fundamentalmente en el buceo recreativo y en la fotografía y videos bajo el agua (Pina-Amárgos, 2008). Los beneficios que la protección del AMP ofrece, pueden ser divididos en dos grandes grupos: aquellos cuyos impactos se aprecia en actividades extractivas como la pesca y otros que benefician actividades no extractivas como el turismo.

Las AMP agrupan generalmente los más bellos y mejor conservados paisajes marinos, los que constituyen los principales atractivos para el turismo y la recreación en muchos países del mundo. La práctica de actividades turísticas como el buceo contemplativo dentro de áreas protegidas, constituye una experiencia viable tanto para la conservación de los ecosistemas y recursos naturales, como para la captación de ingresos para las economías locales y nacionales (Pina-Amagós *et al.*, 2014).

2.2.1. Abundancia de peces en Áreas Marinas Protegidas

La influencia de las áreas marinas protegidas en la ictiofauna ha sido pobremente trabajada en Cuba. La mayoría de los estudios de las reservas marinas no consideran las variaciones temporales de las comunidades de peces como posible fuente de las diferencias observadas entre zonas protegidas y abiertas a la pesca (Willis *et al.*, 2006). Estudios en reservas marinas han encontrado efectos positivos de estas en las comunidades de peces, pero el tratamiento de la estacionalidad no ha sido homogéneo: algunos comparan los efectos en diferentes épocas o no hacen referencias al periodo en el que fueron llevados a cabo los muestreos (Pina-Amargós *et al.*, 2007).

En las Áreas Marinas Protegidas, las asociaciones de peces se encuentran protegidas de la sobrepesca, se garantiza la estructura por tallas y edades de las poblaciones explotadas y se resguarda la estructura física de los hábitats. Se conservan, además, los sitios de desove y cría, favoreciendo la reposición de las poblaciones y el suministro de larvas a zonas de pesca fuertemente explotadas fuera del área protegida (Roberts y Sargent, 2002). Debido a estos procesos, se observan incremento en la talla media, la riqueza de especies y la capacidad reproductiva (Pina-Amargós, 2008).

En general, las especies que mejor responden a la protección son aquellas más codiciadas por los pescadores comerciales y deportivos. Estos efectos se verifican a corto plazo (en menos de 5 años), incrementándose con el tiempo (Alcala *et al.*, 2005). Sin embargo, las especies longevas, de gran movilidad pueden responder de forma más lenta mientras que las especies pelágicas responden de forma más pobre a la protección, pero pueden beneficiarse de estas (Roberts y Sargent, 2002).

La relación entre las características de los hábitats y las comunidades de peces ha sido ampliamente tratada en la literatura científica alrededor del mundo y en diversos hábitats, pero

no ha dejado de ser un tema polémico (Pina-Amárgos, 2008). La mayor abundancia, biomasa y riqueza de especies han sido asociadas con hábitats estructuralmente más complejos (Pina-Amárgos, 2008). En los estudios de los efectos de las reservas marinas, las evidencias de abundancia diferencial a favor de estas herramientas de gestión de recursos marinos pueden deberse a diferencias espaciales de calidad y tipo de hábitat y no a la protección que estas ejercen (Friedlander *et al.*, 2003). Algunos autores señalan que el tipo y calidad del hábitat dentro y fuera de las áreas marinas protegidas es importante para determinar cómo los organismos responden a la protección, dejando claro que la diferencia entre zonas puede deberse a la cobertura béntica y a la complejidad estructural de los hábitats (Kendall *et al.*, 2002).

2.2.2. Conectividad entre ecosistemas

Los ecosistemas marinos son generalmente más abiertos, debido al complejo ciclo de vida que presentan la mayoría de las especies marinas (Giller *et al.*, 2004), con la prevalencia de fertilización externa y la producción de un enorme número de propágulos extremadamente pequeños y con cierta capacidad de dispersión (Botsford *et al.*, 2009). La conectividad es el intercambio de individuos entre poblaciones geográficamente separadas. Establecer redes de AMP que optimicen la conectividad es algo con lo que constantemente deben lidiar los planificadores de áreas marinas protegidas. Con ello, el concepto de conectividad resulta clave para comprender el funcionamiento de las poblaciones y comunidades marinas. En el medio marino se asume que las poblaciones muestran un elevado flujo genético, por lo tanto las especies con alto potencial de dispersión, garantizan una alta conectividad entre poblaciones distantes, mientras las especies con bajo potencial de dispersión suelen presentar escasa conectividad (Banks *et al.*, 2007).

La conectividad marina resulta de la dispersión de huevos o larvas y, en el caso de las especies vágiles (peces, ciertos crustáceos y moluscos), de los movimientos (diarios, estacionales y ontogénicos) de juveniles y adultos (Pérez-Ruzafa *et al.*, 2006). También del intercambio de materia (nutrientes, sedimentos) entre zonas más o menos alejadas. Todo ello modulado por la disposición espacial y los patrones de circulación marina (Dorenbosch *et al.*, 2007). Las corrientes marinas, la discontinuidad del hábitat y la topografía del fondo son sólo algunos ejemplos de factores que podrían influir en la conectividad de las poblaciones (García-Charton y Pérez-Ruzafa, 1998). Estas distancias y patrones de conexión determinan las estrategias de conservación de los recursos marinos y la protección de la biodiversidad.

2.2.3. Efectividad del tamaño de la reserva

La distribución geográfica de las especies y los factores que la determinan han sido sujeto de numerosos estudios ecológicos (Brown *et al.*, 1996). Las áreas protegidas deben ser flexibles y eficientes, donde se debe proteger el mayor número posible de especies con el menor número de sitios (Pressey *et al.*, 1993; Halpern *et al.*, 2013). En ecosistemas donde no se conozca la distribución de especies clave o de especies cuyas distribuciones varían entre temporadas o años es mejor la protección de AMP grandes (Hazen *et al.*, 2013). Si los cambios climáticos alteran las distribuciones de las especies, las AMP a gran escala tienen más probabilidades de abarcar cambios de hábitats que las áreas más pequeñas. Las AMP grandes son más eficientes, tanto en términos de establecimiento como mantenimiento; a pesar de que los costos de las AMP de mayor tamaño son más altos que el de las AMP de pequeño tamaño (Lester *et al.*, 2009).

En los años 1970, Jared Diamond planteó que una reserva grande sería más beneficiosa en términos de riqueza de especies y diversidad que varias reservas pequeñas. Su afirmación se basó en el estudio del libro *The Theory of Island Biogeography* por Robert MacArthur y E. O. Wilson (Bousquets y Morrone, 2001). Los ecólogos Willis y Wilson concuerdan con lo propuesto por Diamond, y plantearon que la riqueza de especies aumenta con el área del hábitat; un bloque de hábitat más grande soportaría más especies que cualquiera de los bloques más pequeños (Bousquets y Morrone, 2001). Esta idea fue desafiada por Simberloff (1974; 1976), quien señaló que se basaban en la suposición de que las reservas más pequeñas tenían una composición de especies anidadas, donde la reserva mayor presentaba todas las especies que había en la reserva de menor tamaño. Si las reservas más pequeñas tuvieran especies no compartidas, entonces era posible que dos reservas más pequeñas tuvieran más especies que una sola gran reserva.

Esto provocó durante los años 1970 y 1980 un debate en la ecología y la biología de la conservación el cual se catalogó con el nombre SLOSS (*Single Large Or Several Small*), en el que se argumentaba si tenía que darse mayor prioridad a un área grande o a muchas pequeñas. La polémica creó una abundante y profunda discusión académica que sentó las bases de la ecología geográfica actual y la incorporación de métodos estadísticos más rigurosos en la ecología de comunidades (Bousquets y Morrone, 2001).

De acuerdo con lo debatido sobre el tamaño de las reservas solo nos queda preguntarnos: ¿En Cuba deberían protegerse áreas marinas extensas o deberían crearse redes de pequeñas áreas marinas protegidas?

2.3. Diversidad biológica

La diversidad se refiere a la descripción y explicación causal de la composición en especies de cualquier muestra extraída de la naturaleza. Es el resultado de procesos de selección, adaptación mutua y una persistencia dentro de un marco arbitrariamente limitado, pero representativo de un ecosistema (Dajoz, 1979). Es una expresión taxonómica final de la dinámica de inmigración, multiplicación (diferencial) y extinción dentro de un ecosistema. Sin embargo, la biodiversidad lo incluye todo, pero no se ocupa de la importancia numérica de las respectivas poblaciones que conviven en un sitio, lo que cuenta son las especies (Dajoz, 1979).

La diversidad biológica ha sido reconocida a nivel nacional e internacional como un elemento fundamental para el desarrollo de planes de conservación y el uso sustentable de los recursos naturales (Villéger *et al.*, 2012). La diversidad biológica se puede medir y observar como el número de elementos biológicos que coexisten en ciertas dimensiones de tiempo y espacio (Sonco, 2013). Las amenazas más importantes a la diversidad biológica son la fragmentación, la degradación y la pérdida directa de los bosques, humedales, arrecifes de coral y otros ecosistemas. Los cambios en la diversidad biológica han sido más rápidos en los últimos 50 años que en cualquier otro periodo de la historia de la humanidad (Dajoz, 1979).

2.3.1. Importancia de la Diversidad Biológica

Según Magurran (1988), existen razones por las cuáles los ecólogos manifiestan un gran interés por la diversidad ecológica y su medición. Primero, las medidas de diversidad frecuentemente aparecen como indicadores del buen funcionamiento de los ecosistemas y, segundo, la existencia de notables debates sobre la medición de la diversidad. El objetivo de medir la diversidad biológica es, además de aportar conocimientos a la teoría ecológica, contar con parámetros que nos permitan tomar decisiones o emitir recomendaciones en favor de la conservación de *taxones* o áreas amenazadas, o monitorear el efecto de las perturbaciones en el ambiente.

Existen varias formas de medir la diversidad biológica en un área, estas consisten en índices matemáticos que expresan la cantidad de información y el grado de organización de la misma (Scott *et al.*, 1993). Para comprender los cambios de la biodiversidad, Whittaker (1972) propuso los términos diversidad alfa, beta y gamma, con el objeto de estimar la diversidad a distintas escalas del paisaje o región. Esto puede ser de gran utilidad, en especial, para medir y monitorear los efectos de las actividades humanas (Sonco, 2013).

2.3.2. Diversidad beta

De los niveles de diversidad, el más estudiado ha sido indudablemente la diversidad alfa. De hecho, la mayoría de los textos de ecología dedican buena parte de sus secciones de ecología de comunidades al análisis de la diversidad de especies al nivel local. Sin embargo, dada su importancia en el estudio de las comunidades y por su aplicación en la conservación de la biodiversidad, el estudio de la diversidad beta ha ido ganando espacios de manera gradual, hasta llegar a convertirse hoy en un enfoque ampliamente utilizado (Bousquets y Morrone, 2001).

Se han propuesto una variedad de definiciones y conceptos asociados con la diversidad beta, muchos de los cuales se superponen. El primer concepto lo aporta Whittaker (1972), donde plantea que la diversidad beta, o diversidad entre hábitats, es el grado de reemplazamiento de especies o cambio biótico a través de gradientes ambientales. Para Harrison *et al.* (1992) es una medida del recambio de especies entre diferentes tipos de comunidades o hábitats, correspondiendo con la cercanía espacial de diferentes comunidades o hábitats. Definida por Koleff (2005) como la variación en las identidades de las especies entre dos sitios, la diversidad beta provee un vínculo directo entre la biodiversidad a escala local (alfa) y a escala regional (gamma).

Las variables ambientales asociadas a la diversidad alfa no corresponden en todo con aquellas ligadas a la diversidad beta (Arita y Rodríguez, 2002). La diversidad alfa se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones poblacionales (en particular, la competencia interespecífica), mientras que la diversidad beta está determinada por factores tales como la distancia entre las localidades de muestreo y la heterogeneidad ambiental a lo largo del gradiente (Arita y Rodríguez, 2002). A diferencia de las diversidades alfa y gamma que pueden ser medidas fácilmente en función del número de especies, la medición de la diversidad beta está basada en proporciones o diferencias (Magurran, 1988).

La diversidad beta es un concepto que está íntimamente relacionado con otras propiedades de los ensambles de especies, como son el patrón de anidamiento, la similitud biogeográfica entre los sitios y la complementariedad para el diseño de sistemas eficientes de áreas para la conservación (Bousquets y Morrone, 2001). La diversidad beta se puede dividir en dos componentes: el recambio de especies y el anidamiento (Medeiros *et al.*, 2016). Para algunos autores, el recambio de especies es el cambio en la composición y estructura de las comunidades de una unidad de muestreo a otra a lo largo de un gradiente espacial, temporal o ambiental (Vellend, 2001; Moreno y Rodríguez, 2010; Anderson *et al.*, 2011).

Los análisis de conjuntos anidados fueron propuestos para describir patrones de composición de especies entre biotas continentales y entre hábitats aislados, como islas o paisajes fragmentados y el anidamiento fue atribuido a tasas diferenciales de extinción y colonización (Bousquets y Morrone, 2001). El anidamiento ocurre cuando las especies presentes en sitios con baja biodiversidad constituyen un subgrupo de la composición de especies típicas de los sitios más diversos biológicamente (Medeiros *et al.*, 2016). Carvalho *et al.* (2012), consideran el anidamiento un caso especial de diferencias en riqueza de especies entre dos ensambles o asociaciones de especies.

El grado de anidamiento se relaciona inversamente con la diversidad beta: mientras mayor es el anidamiento menor es la diversidad beta, y viceversa. De hecho, una de las maneras de cuantificar el recambio de especies es simplemente al calcular el inverso del anidamiento (Wright y Reeves, 1992; Cook, 1995). El anidamiento y la diversidad beta son conceptos que van de la mano cuando se persiguen objetivos de conservación. Cuando la diversidad beta está determinada por el anidamiento, las estrategias de conservación deberían priorizar las áreas con mayor diversidad de especies (Arita y Rodríguez, 2002; Medeiros *et al.*, 2016). Sin embargo, en escenarios donde las diferencias entre las comunidades están dadas por el recambio de especies, deberían protegerse varios sitios (Medeiros *et al.*, 2016).

Un alto nivel de diversidad beta puede originarse por dos situaciones contrastantes. Puede deberse a una baja proporción de especies compartidas entre dos sitios con igual número de especies, lo que implica un alto recambio, pero un bajo anidamiento (Baselga, 2010). Por otro lado, también puede ocurrir por una diferencia en la riqueza de especies de dos sitios, donde el menos diverso es un subgrupo del más diverso, en otros términos, un bajo recambio de especies, pero un alto valor de anidamiento (Villéger *et al.*, 2012).

A pesar de la importancia teórica y aplicada de la diversidad beta, su entendimiento y uso general se ha visto obstaculizado por varios factores. Entre ellos destaca la gran variedad de métodos que se utilizan para la cuantificación de este componente y la falta de claridad conceptual para saber en qué contexto utilizar los diferentes métodos (Magurran, 1988; Lennon *et al.*, 2002).

3. Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de trabajo abarca extensos ecosistemas de manglar, pastos marinos y arrecifes de coral e incluye un total de 13 áreas marinas protegidas desde Refugio de Fauna El Macío, al Sur de Granma, hasta la Reserva Ecológica Los Pretiles, al Norte de Pinar del Río (Tabla I, Anexo I).

Tabla I. Áreas Marinas Protegidas estudiadas incluidas en el Proyecto Sur. Categorías de protección: RF = Refugio de Fauna, PN = Parque Nacional, END = Elemento Natural Destacado, RE = Reserva Ecológica, APRM = Área Protegida de Recursos Manejados.

No.	Área	Categoría	Provincia
1	El Macío	RF	Granma
2	Desembarco del Granma	PN	Granma
3	Banco de Buena Esperanza-Managuano	END	Granma
4	Macurije - Santa María	RF	Camagüey
5	Cayos de Ana María	RF	Ciego de Ávila
6	Jardines de la Reina	PN	Ciego de Ávila
7	Guajimico	RE	Cienfuegos
8	Ciénaga de Zapata	APRM	Matanzas
9	Cayo Largo	RE	Isla de la Juventud
10	Punta Francés	PN	Isla de la Juventud
11	Península de Guanahacabibes	APRM	Pinar del Río
12	Banco de San Antonio	END	Pinar del Río
13	Los Pretiles	RE	Pinar del Río

1. Refugio de Fauna El Macío: se localiza en Granma, al Sur de la Sierra Maestra occidental. Los manglares se encuentran bordeando toda la línea costera del área protegida. Los hábitats marinos están conformados principalmente por mangle rojo, pastos marinos y canales de arrecifes coralinos franjeantes.
2. Parque Nacional Desembarco del Granma: se encuentra en la región Sur de la provincia Granma. Predominan extensas zonas de manglares asociados a pastos marinos, así como arrecifes y fondos rocosos.
3. Elemento Natural Destacado Banco de Buena Esperanza-Managuano (BBE-Managuanao): se encuentra en el archipiélago de los Jardines de la Reina, en el golfo de Guacanayabo. Presenta un veril de sustrato fangoso que se encuentra bordeando los bancos y se observan colonias y cabezos pequeños formados por corales pétreos, octocorales y esponjas. Además, presenta un mosaico de hábitats determinados por sustratos rocosos, pastos marinos y cabezos de coral.
4. Refugio de Fauna Macurije: se ubica en la llanura costera de la región Suroriental del país, en los municipios de Vertientes y Florida de la provincia Camagüey. Se caracteriza por una abundancia de lagunas costeras, esteros y descargas de agua dulce. La línea de costa está compuesta por poblaciones de mangle rojo y mangle prieto (*Avicennia germinans* L.) y amplia presencia de pastos marinos.
5. Refugio de Fauna Cayos de Ana María: se ubica al Sur de la isla de Cuba, en el golfo de Ana María, cerca del poblado de Júcaro, Ciego de Ávila. Presenta cayos bajos, con sedimentos fangosos cubiertos de mangle rojo. Entre ellos se destacan los cayos Balanchas, Caoba, Tío Joaquín y Arenas. Esta área se caracteriza por la presencia de zonas de mangles y cabezos de coral asociados a los pastos marinos.
6. Parque Nacional Jardines de la Reina: está ubicado al Sur de la isla de Cuba, en la plataforma insular del Sureste de Cuba. Formado por numerosos cayos, bajos, bancos y arrecifes dispersos en el golfo de Ana María. Presenta una elevada productividad de manglares y pastos marinos, además de extensas crestas arrecifales y peces de gran tamaño.
7. Reserva Ecológica Guajimico: se encuentra al centro Sur de Cuba y ocupa parte de la margen Sureste del municipio de Cienfuegos. Se extiende desde Punta de los Colorados, en el margen este del canal de entrada de la bahía de Cienfuegos, hasta Punta Diablo, al Suroeste de la Ensenada del Río Gavilanes en el municipio de Cumanayagua. El relieve

está compuesto por un sistema escalonado de terrazas marinas y los arrecifes de coral de la zona se clasifican como arrecifes franjeantes.

8. Área Protegida de Recursos Manejados Ciénaga de Zapata: se ubica al Sur de la isla de Cuba y al Sur de la península de Zapata, límite oriental del golfo de Batabanó. Esta área se caracteriza por presentar arrecifes frontales y la formación de cabezos de coral sobre un denso sustrato arenoso. A partir de los 10 m de profundidad comienza a desarrollarse un fondo de camellones y cangilones, los cuales ganan en relieve y complejidad con el aumento de la profundidad.
9. Reserva Ecológica Cayo Largo: se ubica en el archipiélago de los Canarreos. Predominan pastos marinos compuestos por *Thalassia* y *Syringodium*, además de ecosistemas de manglar y arenazos.
10. Parque Nacional Punta Francés: se ubica en la Isla de la Juventud. Esta área se caracteriza por la presencia de mangles, praderas de fanerógamas, colonias de *Millepora complanata* (Lamarck, 1816) intercaladas con colonias de *Acropora palmata* (Lamarck, 1816).
11. Área Protegida de Recursos Manejados Península de Guanahacabibes: está en la porción más occidental del municipio Sandino, provincia Pinar del Río, ocupando un área total de 121 572 ha. Esta área está cubierta en casi la totalidad de su extensión por bosques de mangle rojo. Presenta especies como el manatí y cocodrilo americano, ambas especies con categoría de vulnerables.
12. Elemento Natural Destacado Banco de San Antonio: ubicado en el Golfo de México, al Noroeste de la Península de Guanahacabibes, municipio de Sandino, provincia Pinar del Río. Es un peñón submarino con arrecifes de coral, donde las macroalgas cubren más del 50 % del sustrato, con abundantes algas carnosas y calcáreas.
13. Reserva Ecológica Los Pretilos: se ubica en el archipiélago de Los Colorados, en la porción Noroeste de la costa Norte de la provincia de Pinar del Río, en el municipio de Mantua. Presenta pastos marinos y manglares a los cuales se encuentran asociadas algas filamentosas.

Obtención de datos

La información que se utilizó en esta investigación fue recopilada durante la implementación del proyecto “Aplicación de un enfoque regional al manejo de las áreas protegidas marinas y costeras

en los Archipiélagos del Sur de Cuba” PNUD/GEF CUB/3973, en un período que abarca desde el año 2010 hasta el 2014. Para la realización del trabajo se utilizaron los informes de monitoreo de las 13 áreas previamente mencionadas y se extrajeron las listas de especies de peces por áreas, así como las características de los ecosistemas muestreados.

Los métodos de muestreo empleados para la caracterización de la ictiofauna en cada AMP fueron fundamentalmente de censo visual. Para el conteo de peces se utilizó el método de nado al azar (Kimmel, 1985; Roger *et al.*, 2001). Se realizó buceo (libre o autónomo) durante una hora al azar en el sitio y se consignaron todas las especies, anotando los estadios juveniles y adultos y la máxima abundancia de forma semicuantitativa: escaso (1 individuo), poco abundante (2 a 10 individuos), abundante (11 a 100 individuos) y muy abundante (más de 100 individuos).

Análisis de los datos

3.1. Diversidad beta

Para determinar los componentes de la diversidad beta se utilizó el índice de disimilitud de Jaccard propuesto por Baselga (2010, 2012) y Villéger *et al.* (2013) (Ec. 1). El intervalo de valores para el índice de disimilitud de Jaccard va de 0, cuando dos áreas tienen la misma composición de especies, hasta 1, cuando no hay especies compartidas entre ambas (Villéger *et al.*, 2013).

$$\beta_{Jac} = \beta_{Jtu} + \beta_{Jnes} = \frac{b+c}{a+b+c} = \frac{2b}{2b+a} + \left(\frac{c-b}{a+b+c} \right) \left(\frac{a}{2b+a} \right) \quad \text{Ec. 1}$$

Donde:

β_{Jac} : disimilitud de Jaccard

β_{Jnes} : componente de anidamiento de la disimilitud de Jaccard

β_{Jtu} : componente de recambio de la disimilitud de Jaccard

a : es el número de especies compartidas

b : el número de especies exclusivas del sitio A

c : el número de especies exclusivas del sitio B

3.2. Composición de hábitats y distancia geográfica entre las AMP

Se construyó una matriz de presencia/ausencia de hábitats por AMP donde las filas corresponden a las áreas y las columnas a los hábitats. Los hábitats se codificaron en diferentes categorías: pastos marinos, arrecifes de coral y manglares. Y cada categoría se dividió en el número de clases que puedan presentar. Por ejemplo: la categoría arrecifes de coral se dividió en cuatro clases: crestas arrecifales, cabezos de coral, camellones y veril; a su vez, la categoría manglar también se dividió en dos clases: manglar de isla y manglar de cayos. Seguidamente se les asignaron valores a las clases de modo que 0 significa que el atributo está ausente en el área y 1 significa que está presente. Con esta información se calculó el índice de disimilitud de Jaccard para obtener una matriz de disimilitud entre áreas basado en la heterogeneidad de hábitats.

La distancia geográfica entre las AMP estudiadas se determinó a partir de los centroides de dichas áreas con el software ArcGIS versión 10.2. La matriz de distancias euclidianas generada se usó entonces en los cálculos posteriores.

A partir de las matrices de disimilitud de la diversidad beta y de heterogeneidad de hábitats se creó una representación gráfica de un escalado multidimensional no métrico (nmMDS por sus siglas en inglés) de las relaciones entre las AMP. La influencia de la distancia geográfica y la composición de hábitats sobre los componentes de la diversidad beta se evaluaron mediante pruebas de Mantel, que midieron el grado de relación lineal entre las matrices. Todos los análisis se realizaron en el software R 3.2.3 (R Core Team, 2017) y los paquetes betapart (Baselga, 2010) y vegan (Oksanen *et al.*, 2014).

4. Resultados

En el estudio se observaron 329 especies de peces (Anexo I), donde se destaca la picúa (*S. barracuda*), la cual fue reportada en todas las áreas muestreadas. Otras especies que se encuentran distribuidas en la mayoría de las áreas son: barbero rayado (*Acanthurus chirurgus* [Bloch, 1787]), barbero azul (*Acanthurus coeruleus* [Bloch and Schneider, 1801]), cibí carbonero (*C. ruber*), rabirrubia (*Ocyurus chrysurus* [Bloch, 1790]), chivirica gris (*Pomacanthus arcuatus* [Linnaeus, 1758]) y el loro listado (*Scarus iserti* [Bloch, 1789]).

Dos de las 13 áreas estudiadas sobresalen por su riqueza de especies: Parque Nacional Jardines de la Reina (289 especies) y Refugio de Fauna El Macío (145 especies). Mientras que el área con menor número de especies observada fue Refugio de Fauna Macurije (7 especies) (Tabla II).

Tabla II. Riqueza de especies de peces de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba.

Áreas Marinas Protegidas	No. de especies
Macurije	7
Ana María	62
Jardines de la Reina	289
Guajimico	108
BBE-Managuano	77
El Macío	145
Granma	114
Punta Francés	79
Cayo Largo	92
Zapata	115
Los Pretiles	85
San Antonio	104
Guanahacabibes	83

Dentro de la lista de especies de peces resultó relevante la presencia de 27 especies de gran interés para la protección y conservación. Estas especies se encuentran en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Se registró una especie En Peligro Crítico, tres especies En Peligro, seis especies Vulnerables, tres especies Preocupación Menor, así como 12 especies Casi Amenazadas (Tabla III). También se observaron peces con alto valor comercial como los roncós, los pargos y los meros.

Tabla III. Categorías de amenaza (UICN) de peces de gran interés para la conservación de las Áreas Marinas Protegidas de la costa sur de Cuba. CR = En Peligro Crítico, EN = En Peligro, VU = Vulnerable, NT = Casi Amenazada, LR = Preocupación Menor, DD = datos insuficientes.

Especies de peces	Nombre común	Categoría de amenaza
<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)	pargo criollo	NT
<i>Lutjanus cyanopterus</i> (Cuvier, 1828)	cupera	VU
<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	caballerote	LR
<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	biajaiba	NT
<i>Scarus coelestinus</i> Valenciennes, 1840	loro de medianoche	DD
<i>Scarus coeruleus</i> (Bloch, 1786)	loro azul	LR
<i>Scarus guacamaia</i> Cuvier, 1829	loro guacamayo	NT
<i>Thunnus alalunga</i> (Bonnaterre, 1788)	albacora	NT
<i>Thunnus albacares</i> (Bonnaterre, 1788)	atún de aleta amarilla	NT
<i>Balistes vetula</i> Linnaeus, 1758	cochino	NT
<i>Lachnolaimus maximus</i> (Walbaum, 1792)	pez perro	VU
<i>Sphyrna mokarran</i> (Rüppell, 1837)	cornuda de ley	EN
<i>Rhincodon typus</i> (Smith, 1828)	damero	EN
<i>Megalops atlanticus</i> (Valenciennes, 1847)	sábalo	VU
<i>Makaira nigricans</i> Lacepède, 1802	castero	VU
<i>Hippocampus erectus</i> Perry, 1810	caballito erecto	VU
<i>Mycteroperca bonaci</i> (Poey, 1860)	aguají	NT
<i>Mycteroperca tigris</i> (Valenciennes, 1833)	bonací gato	LR

<i>Mycteroperca venenosa</i> (Linnaeus, 1758)	arigua	NT
<i>Epinephelus striatus</i> (Bloch, 1792)	cherna criolla	EN
<i>Epinephelus itajara</i> (Lichtenstein, 1822)	guasa	CR
<i>Epinephelus morio</i> (Valenciennes, 1828)	cherna americana	NT
<i>Manta birostris</i> (Walbaum, 1792)	manta	VU
<i>Carcharhinus falciformis</i> (Müller y Henle, 1839)	jaquetón	NT
<i>Carcharhinus perezii</i> (Poey, 1876)	tiburón cabeza dura	NT
<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)	tiburón gata	DD
<i>Galeocerdo cuvier</i> (Péron & Lesueur, 1822)	tiburón tigre	NT

4.1. Diversidad beta

El valor de la diversidad beta entre las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba es 0,89. Los mayores valores de disimilitud registrados corresponden a Macurije con respecto a todas las áreas (Anexo I), siendo el valor más alto de disimilitud reportado 0,99, entre esta área y San Antonio. Otra área que presenta altos valores de disimilitud es Ana María, siendo Jardines de la Reina, San Antonio y Guajimico las áreas más disimiles a ella (Fig. 1, Anexo II). Existe un grupo de áreas que son similares entre sí, en las cuales se mantienen valores de disimilitud bajos (Fig. 1). Los valores más bajos de disimilitud corresponden a las áreas Guanahacabibes con Pretilos 0,02 y Guajimico con Zapata 0,03 (Anexo II).

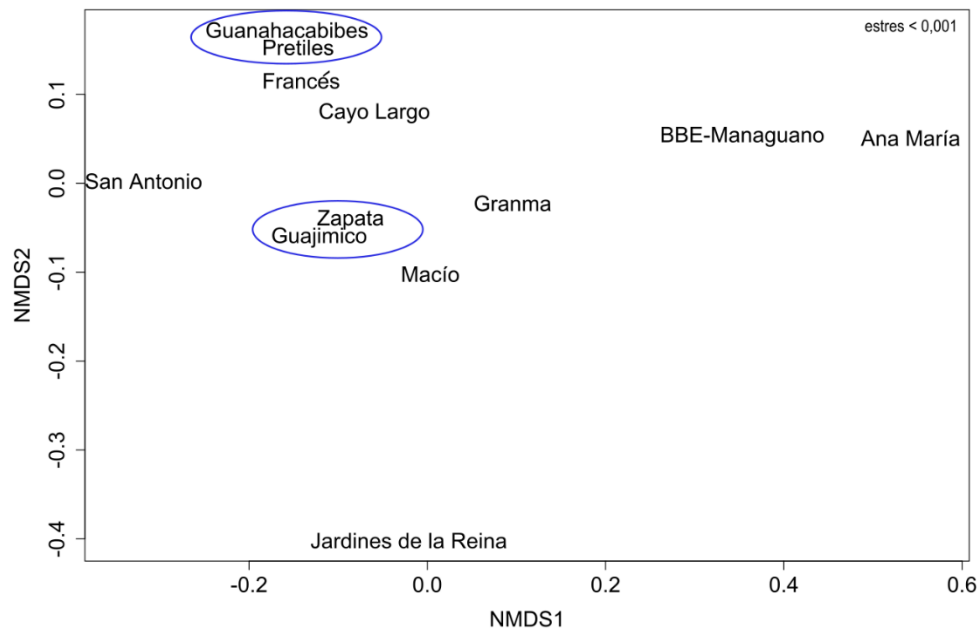


Figura 1: Similitudes entre las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba en dependencia de la diversidad beta. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. Los círculos incluyen las áreas más similares. No se representó Refugio de Fauna Macurije por ser un valor extremo de disimilitud.

El valor de anidamiento entre las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba es 0,13. Todas las áreas presentaron bajos valores de anidamiento, excepto Jardines de la Reina. El valor más alto de anidamiento reportado es 0,97 entre Jardines de la Reina y Macurije. Macurije también presenta altos valores de anidamiento con respecto a las áreas BBE-Managuano, Granma y Ana María con un valor de 0,90; 0,93; 0,65 respectivamente (Anexo III). La similitud entre las áreas está dada por sus valores de anidamiento, siendo las áreas más similares las que tienen valores más altos. Los valores más bajos de anidamiento se registraron para las áreas Zapata y Granma (0,002) y BBE-Managuano y Punta Francés (0,006) (Anexo III, Fig. 2).

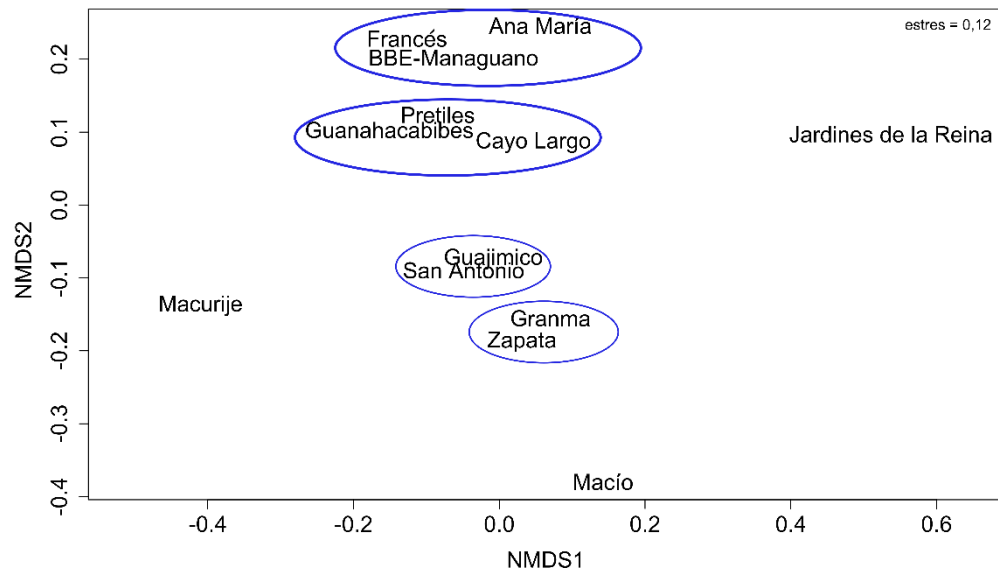


Figura 2: Similitud entre las Áreas Marinas Protegidas en dependencia del grado de anidamiento. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. Los círculos incluyen los valores más bajos de anidamiento.

El recambio de especies entre las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba es 0,76. Los mayores valores de recambio registrados corresponden a las áreas Macurije y Ana María con respecto a todas las áreas (Anexo IV). Existe un grupo de áreas entre las cuales el valor de recambio es cero. Estas áreas son Guanahacabibes y Pretiles, Macurije con respecto a las áreas BBE-Managuano, Granma y Jardines de la Reina (Anexo IV, Fig. 3).

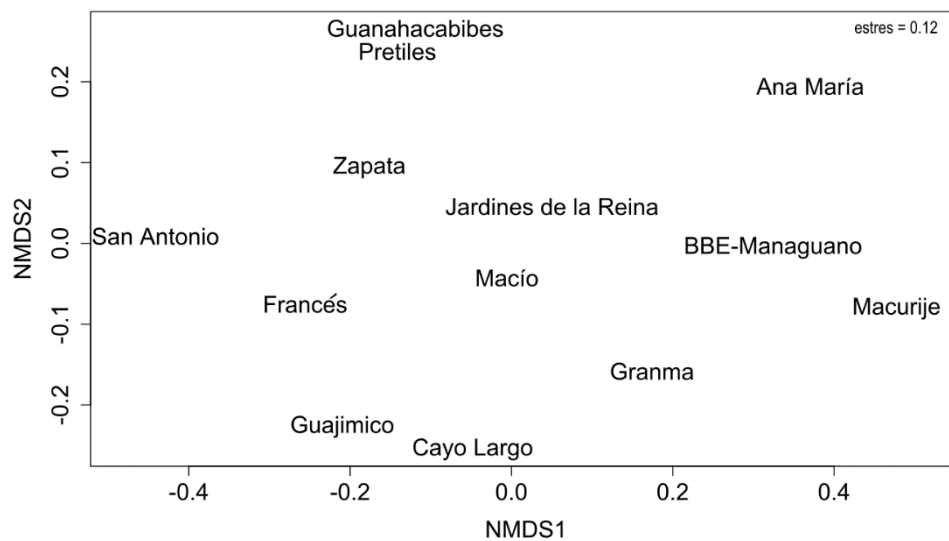


Figura 3: Similitud de Áreas Marinas Protegidas en dependencia del grado de recambio de especie. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico.

4.2. Composición de hábitats

De acuerdo a la composición de hábitats, el área Macurije se diferencia en gran medida de las demás áreas estudiadas. Los mayores valores de disimilitud registrados corresponden a las áreas Macurije y San Antonio (1) y Ana María y San Antonio (0,85) (Anexo IV). Las áreas más similares en cuanto a la composición del hábitat son, Zapata, Guajimico y Granma (Fig. 4). Otras áreas similares son Macío, Jardines de la Reina y Punta Francés. El valor más bajo de similitud corresponde a las áreas Punta Francés y Jardines de la Reina con un valor de 0,12 (Anexo IV).

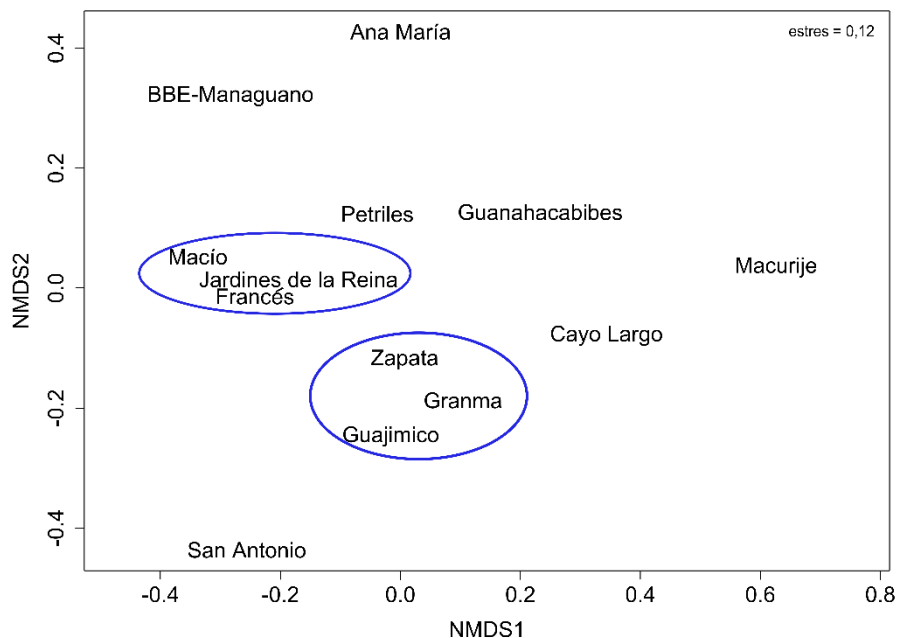


Figura 4: Similitud entre las Áreas Marinas Protegidas en dependencia de la composición de hábitats. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. Los círculos agrupan a las áreas más similares.

Influencia de la distancia geográfica y la composición del hábitats sobre la diversidad beta y sus componentes

La prueba de Mantel no encontró evidencia de que la distancia geográfica influye sobre los componentes de la diversidad beta de las áreas estudiadas (Tabla IV). En cambio, sí encontró que la composición del hábitat influye sobre el recambio de especie (Tabla V).

Tabla IV. Resultado de la prueba de Mantel entre la distancia geográfica y los componentes de la diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba.

Distancia geográfica vs.	Correlación	Valor de p
Diversidad beta	-0,12	0,89
Anidamiento	-0,12	0,94
Recambio de especie	0,03	0,39

Tabla V. Resultado de la prueba de Mantel entre la composición del hábitat y los componentes de la diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba.

Composición del hábitat vs.	Correlación	Valor de p
Diversidad beta	0,45	0,007
Anidamiento	-0,01	0,492
Recambio de especie	0,36	0,003

5. Discusión

La plataforma marina de Cuba se caracteriza por presentar una amplia diversidad de organismos marinos y una alta riqueza de especies, probablemente mayor que las otras islas del Caribe (Claro, 2006a). La amplia distribución geográfica de la picúa en la costa Sur de Cuba se debe a las características ecológicas particulares que le confieren a esta especie una gran movilidad. La picúa es un pez pelágico-nerítico, con movimientos que abarcan una vasta extensión de la columna de agua. El rasgo principal de su comportamiento es la gran movilidad, donde el tamaño de su zona activa se extiende varios kilómetros (Claro, 2006a).

Es una especie considerada visitante o transeúnte en los arrecifes, manglares y pastos marinos (Randall, 1996). Los juveniles se encuentran entre manglares, estuarios y áreas de arrecifes interiores poco profundos y protegidos; los adultos se encuentran en una amplia gama de hábitats (Sylva, 1990; Dorenbosch *et al.*, 2004). En los trabajos de Mocheke y Valdés-Muñoz (1983) y Valdés-Muñoz y Mocheke (2001) se menciona que las picúas son peces con actividad diurna que aparentemente no tienen territorios fijos o los rangos de sus hábitats se extienden a grandes distancias. Esto coincide con los criterios de Dorenbosch *et al.* (2004), Taylor *et al.* (2007) y con los resultados obtenidos en esta investigación.

Dentro de los peces de gran interés para la conservación destaca la guasa la cual se encuentra En Peligro Crítico según la UICN. La guasa es el mayor mero del hemisferio occidental y uno de los dos mayores meros del mundo, creciendo hasta 250 cm de longitud total (Heemstra y Randall, 1993) y alcanzando los 320 kg de peso (Smith, 1971). Las poblaciones de guasa comenzaron a disminuir en los años 1960, sin duda, como consecuencia de la pesca intensiva en las agregaciones reproductivas y la pesca submarina de los adultos (Sadovy y Eklund, 1999). Como resultado, la guasa se encuentra ahora sobreexplotada y se observa con muy poca frecuencia. La guasa prácticamente ha desaparecido de muchos lugares en Cuba, pero en este estudio se registró en el Refugio de Fauna Cayos de Ana María, Parque Nacional Desembarco del Granma y Parque Nacional Jardines de la Reina.

Otras de las especies que se encuentran En Peligro según la UICN son la cherna criolla, la cornuda de ley (*S. mokarran*) y el damero (*R. typus*). Su poca distribución y abundancia, así como las amenazas que enfrentan, son las causas por lo que la IUCN las ha categorizado En Peligro. La cherna criolla constituye uno de los casos de sobrepesca más notorios en el Gran Caribe (Sadovy y Eklund, 1999), y Cuba no es una excepción. La pesca irracional, en especial sobre las agregaciones de desove y el acelerado carácter hermafrodita de la especie, produjeron el rápido colapso de sus poblaciones en toda el área (Claro, 2006a). Aunque esta especie se encuentre En Peligro y sea poco abundante en las costas de Cuba, está presente en 9 de las 13 áreas estudiadas.

Esta investigación corrobora la poca abundancia y distribución de la cornuda de ley y el damero en las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba, reportada solamente para el Parque Nacional Jardines de la Reina. La cornuda de ley es la especie más grande y longeva de la familia Sphyrnidae. El principal problema de conservación que enfrenta es la reducción de su población motivada por el alto valor económico de su gran aleta dorsal, lo cual ha llevado a su sobrepesca durante todas las etapas de su ciclo vital (Colectivo de autores, 2015). Es vulnerable a la sobreexplotación pesquera debido a su crecimiento lento y ciclo reproductivo prolongado (Colectivo de autores, 2015).

El damero es el pez más grande del mundo, características propias de la especie como la maduración tardía y gran longevidad limitan la recuperación de sus poblaciones, altamente explotadas a nivel mundial. Es objeto de la pesca artesanal y de la industria pesquera en varias zonas costeras del país. Un estudio llevado a cabo en Jardines de la Reina demostró que el damero representa un alto incentivo económico para la reserva. Las encuestas reflejan que el mayor atractivo del Parque Nacional Jardines de la Reina para los buceadores es la abundancia de peces, y dentro de estos, la abundancia de tiburones, especialmente la presencia de dameros (*R. typus*) (Figueredo-Martín *et al.*, 2010).

El área con mayor riqueza de especie es Parque Nacional Jardines de la Reina resultado que concuerda con los obtenidos por Figueredo-Martín *et al.* (2010). Según el Plan del Sistema Nacional de Áreas Protegidas 2014-2020, la categoría Parque Nacional es la segunda más estricta del Sistema Nacional de Áreas Protegidas permitiendo una mejor efectividad de manejo y conservación de los ecosistemas marinos, aunque no todos los parques nacionales presentan un correcto manejo. De acuerdo con Navarro-Martínez y Angulo-Valdés (2015), Jardines de la

Reina es un área que destaca por la conservación de la ictiofauna, lo cual no se observa en otras AMP del país.

En 1996, cerca de 950 km² del archipiélago de los Jardines de la Reina fueron protegidos, al ser declarados como Zona Bajo Régimen Especial de Uso y Protección por el Ministerio de la Industria Pesquera (Resolución 562/96), actualmente Ministerio de la Industria Alimentaria, y en 2010 dicha zona se designó como Parque Nacional por acuerdo del Comité Ejecutivo del Consejo de Ministros de Cuba (Acuerdo 6803/2010). La gestión efectiva del parque se lleva a cabo mediante una asociación público-privada entre la empresa italiana de ecoturismo Avalon y la agencia cubana Marlin Náuticas y Marinas, que ha sido esencial en hacer cumplir las restricciones del parque. En Jardines de la Reina la alta riqueza de especies y el alto grado de conservación es resultado de la protección que ha experimentado esta área por más de 20 años, lo que podría explicar las diferencias con el resto de las áreas protegidas (Pina-Amargós, 2008; Cobián, 2010). Además, la lejanía del área a tierra firme es un elemento que favorece la protección y conservación de las AMP (Navarro-Martínez y Angulo-Valdés, 2015; D'agata *et al.*, 2016).

Jardines de la Reina es un área que presenta una gran complejidad de hábitats, provee refugio y disponibilidad de alimentos, esto puede ser un factor que favorezca la riqueza de especies existente en el área. Según Villéger *et al.* (2010) y Mohamed-Harris y Vinobaba (2013), la diversidad en la comunidad de peces disminuye si existe un empobrecimiento de la vegetación del fondo dado que una alta complejidad del hábitat, generalmente, soporta una gran variedad de fauna. Figueredo -Martín *et al.* (2010) plantea que esta área ha sido la más estudiada en Cuba y con más artículos publicados; por lo que se conoce mucho del área y posiblemente esté mejor caracterizada que todas las demás, razón por la que tiene mayor diversidad de especies que el resto de las áreas.

El área con menor riqueza de especies es Refugio de Fauna Macurije, esto es por la escasa visibilidad en los ecosistemas muestreados. Además, durante los muestreos no se pudieron registrar las especies capturadas por los barcos de la pesca, lo que limitó el alcance del estudio. En esta área no existía una lista de especies, por lo que todas las especies son registradas por primera vez por el proyecto PNUD/GEF CUB/3973.

5.1. Composición de hábitats

La plataforma cubana presenta una gran extensión con la presencia de bajíos, islas y cayos. Esto determina que exista una mayor complejidad, diversidad de biotopos y diferencias significativas entre algunas de sus regiones (Kendall *et al.*, 2002). Los principales ecosistemas marinos costeros del país incluyen los arrecifes de coral, fondos duros no fértiles, hábitats arenosos y de fondo fangoso, praderas marinas, manglares, lagunas costeras y estuarios y playas (Roman, 2018). La gran diversidad de biotopos en la plataforma cubana es esencial para una mayor diversidad de especies. Los manglares y pastos marinos sirven como importantes áreas de cría para juveniles de muchas especies de peces de arrecifes de coral (Mumby *et al.*, 2004, Serafy *et al.*, 2015).

En esta investigación existen áreas que presentan características similares y diferentes en cuanto a la composición del hábitat. Según Martínez-Daranas y Suárez (2018) aproximadamente la mitad de la plataforma cubana está ocupada por praderas de pastos marinos, que cubren más de 23 000 km². Por lo que se observó la presencia de los pastos marinos en casi todas las áreas muestreadas. Los pastos marinos de las áreas estudiadas están formados principalmente por la fanerógama *Thalassia testudinum* Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kütz y *Halodule wrightii* Ascherson. Los pastos marinos son tan productivos que podría capturar alrededor del 33 % del carbono emitido por Cuba (Martínez-Daranas, 2010).

Las áreas Jardines de la Reina y Punta Francés son las más similares de la costa Sur de Cuba, debido a la estructura que presenta sus hábitats. Estas áreas están compuestas por arrecifes de coral, en cuya conformación se destacan los cabezos de coral, las crestas arrecifales, veril y los camellones (Angulo *et al.*, 2004; Pina-Amargós *et al.*, 2006). Wilkinson (2008) plantea que los arrecifes de coral rodean >95 % de la plataforma insular de Cuba, extendiéndose aproximadamente 3 966 km, encontrándose en Jardines de la Reina los arrecifes más conservados de Cuba. Los arrecifes de esta área son los más conservados en la región del Caribe también, en gran parte debido a la protección y a la distancia que existe entre esta área y la isla (Pina-Amargós *et al.*, 2014).

Otro ecosistema de importancia en ambas áreas son los manglares de cayos que se encuentran en buen estado de conservación, conformados principalmente por poblaciones mangle rojo (Angulo *et al.*, 2004; Pina-Amargós *et al.*, 2006). En ambas áreas se observa la presencia de

Thalassia, *Syringodium* y las algas *Caulerpa* y *Halimeda* (Angulo *et al.*, 2004; Clero y Cabrera, 2012). Jardines de la Reina y Punta Francés poseen los ecosistemas costeros mejor conservados de Cuba. Las dos áreas se consideran zonas semi-vírgenes, sin población residente y se han utilizado de forma regular para la actividad turística y la pesca artesanal e industrial.

La Ciénaga de Zapata, Granma y Guajimico presentan una composición de hábitats similar, con un predominio de fondos fangosos en algunos lugares. Aunque contienen pastos marinos y arrecifes de coral, están conformadas principalmente por extensos ecosistemas de manglar. En Cuba, los manglares cubren alrededor de 450 000 ha y representan el 11 % de los bosques (Galford *et al.*, 2018). Los manglares son ecosistemas abiertos, con un constante flujo de materia y energía, brindando de alguna manera, beneficios a los ecosistemas adyacentes (Menéndez y Priego, 1994). El ecosistema de manglar se considera como una de las fuentes de producción primaria más importantes, así como área de crianza, alimentación y protección de numerosas especies de interés comercial.

El área Macurije se diferencia en gran medida de las demás áreas estudiadas. En esta área los manglares se encuentran en la línea de costa, sus poblaciones son principalmente de mangle rojo y mangle prieto. Las poblaciones de ambas especies se encuentran en buen estado de conservación, el fondo es fangoso, gris oscuro y la visibilidad es casi nula. Los pastos marinos de esta área protegida están formados principalmente por la fanerógama *T. testudinum*, seguido en abundancia por *H. wrightii*.

Otra área que se diferencia de las demás áreas estudiadas es el Banco de San Antonio. En esta área predomina un arrecife de banco que emerge del lecho oceánico. Por la complejidad de la estructura del banco y sus características oceánicas esta es una zona muy poco estudiada. La comunidad de octocorales contribuye a la peculiaridad de esta área. La mayoría de los octocorales resisten corrientes muy fuertes, y es el efecto de la turbulencia ya sea su componente mecánico y abrasivo el que parece ser más determinante en la estructura y composición de las comunidades de octocorales.

5.2. Diversidad beta

El recambio de especies entre las Áreas Marinas Protegidas está influenciado por la composición de hábitats. Las áreas con mayor complejidad de hábitats presentan mayor abundancia, biomasa y riqueza de especies (Pina-Amárgos, 2008). Las AMP cubren el 25 % de la plataforma cubana,

creando una red de hábitats importantes que incluyen el 30 % de los arrecifes de coral, el 24 % de las praderas marinas y el 35 % de los manglares (Perera Valderrama *et al.*, 2018). En esta investigación existe una diferencia en la composición de especies entre las áreas estudiadas, debido a la estructura de sus hábitats. Este resultado concuerda con lo planteado por Balleza y Villaseñor (2011), algunas especies se asocian a condiciones específicas de hábitats lo que puede restringir su distribución.

El recambio de especies en las áreas puede estar determinada por diversos factores como: las corrientes, profundidad del agua y la disponibilidad de refugio. Estos factores pudieran impedir la distribución de las especies de una localidad a otra. Según Soininen *et al.* (2007) la presencia de estos factores puede hacer que la similitud entre los sitios disminuya, y se encuentren especies diferentes a las observadas en un sitio topográficamente abierto y homogéneo donde la composición de especies puede ser similar.

El recambio de especies entre las localidades muestreadas depende de la capacidad de colonización de las especies (McAbendroth *et al.*, 2005) o su sensibilidad a los filtros ambientales (Greve *et al.*, 2005; Driscoll 2008). Cada área tiende a diferenciarse en cuanto a las condiciones ambientales, lo que puede implicar que haya una separación de las especies con diferentes características fisiológicas. Con el paso del tiempo la composición de las especies será relativamente predecible de acuerdo al tipo de hábitat en que ellas se encuentren (Driscoll, 2008). A escalas locales, la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte a la coexistencia de especies similares (Weiher y Keddy, 1999). Esta limitación a la coexistencia determina la presencia de comunidades de especies diferentes en cada área, lo que determina el alto recambio de especies.

Según Begon *et al.* (2006), que la competencia entre especies esté ausente o sea poco notable no quiere decir que no influya en la estructura comunitaria, ya que si dos especies no compiten en el presente puede ser porque en el pasado la selección actuó en el sentido de evitar la competencia y, por tanto, a favor de la diferenciación de sus nichos. De este modo, los patrones de distribución actuales de las especies pueden ser explicados por procesos competitivos que ocurrieron en el pasado. La exclusión de algunas especies debido a la competencia puede ser uno de los factores que determinen una diferencia en la composición de especies que existen entre las áreas del Sur. Además, la exclusión competitiva no significa necesariamente que las

especies excluidas desaparezcan de un ecosistema determinado, también podría implicar la reducción de sus tamaños poblacionales (Jaksic y Marone, 2007). Esto reduciría la probabilidad de detectar estas especies durante los muestreos, contribuyendo así al aumentar el recambio de especies entre las AMP.

Es notable que en esta investigación no se evidenció la influencia de la distancia geográfica en cuanto al recambio de especies, sin embargo, algunos autores plantean que existe una relación entre la similitud y la distancia. Clauson-Kaas *et al.* (2017) observó que la tasa de recambio de la composición de especies de aves a través del espacio dentro de un continente, es menor que a través de los continentes. Según Anderson *et al.* (2011), la similitud disminuye con la distancia y el recambio de especies aumenta con la distancia.

Algunos estudios plantean que el anidamiento puede ser resultado de factores como el tamaño del área, el muestreo pasivo, el anidamiento del hábitat y el aislamiento espacial (Preston, 1960; Calderón-Patrón *et al.*, 2012). Según Calderón-Patrón *et al.* (2012) entre mayor distancia haya entre la comunidad fuente y la receptora de especies, el anidamiento será menor, puesto que, a mayor aislamiento, mayor dificultad existe para que las especies superen esta barrera.

Este planteamiento concuerda con algunos resultados del estudio, donde las áreas con menor distancia son las que presentan mayores valores de anidamiento. Como ocurre con el área Macurije, la cual presenta altos valores de anidamiento con respecto a Jardines de la Reina, BBE-Managuano, Granma y Ana María. Otras áreas que se encuentran a poca distancia una de otra y presentan un patrón anidado son Guanahacabibes y Pretiles. Según Wright y Reeves (1992) y Calderón-Patrón *et al.* (2012), el bajo valor de anidamiento puede indicar que la distribución de las especies no es uniforme.

Todas las áreas se encuentran anidadas a Jardines de la Reina, excepto Ciénaga Zapata, Granma y Macío. Jardines de la Reina es una de las áreas más extensas del Caribe (Appeldoorn y Lindeman, 2003). En este caso el anidamiento puede estar influenciado por la extensión espacial, ya que, en un conjunto de parches, los que presenten áreas mayores tendrán mayor número de especies y conforme va disminuyendo el área de los mismos también lo hace la riqueza (Wright *et al.*, 1998).

Wethered y Lawes (2005) plantean que algunos de los factores causantes del anidamiento en las comunidades naturales son la heterogeneidad de hábitats, la variabilidad en la disponibilidad

de recursos, el grado de disturbio y el efecto de borde, entre otros. Estos factores bien podrían explicar el anidamiento encontrado en las comunidades estudiadas, ya que Jardines de la Reina se caracteriza por una elevada diversidad de hábitats y riqueza de especies, sumado a un bajo nivel de perturbaciones debido a la alta efectividad de la protección.

Autores como Bloch *et al.* (2007), han analizado el efecto de disturbios naturales, como los huracanes sobre el grado de anidamiento de comunidades de gasterópodos terrestres. Estudios realizados con el fin de evaluar la hipótesis de que los cambios que se producen en la composición de especies como consecuencia de disturbios, alteran el grado de anidamiento tanto a escala espacial como temporal. En este sentido, es válido resaltar que, al ser Cuba una isla frecuentemente afectada por huracanes, tormentas tropicales y otros fenómenos meteorológicos, es posible que el grado de anidamiento de las comunidades estudiadas esté también influenciado por estos factores.

Un factor que pudiera influenciar el anidamiento existente entre estas áreas es la extensión y ubicación de Jardines de la Reina, área que se encuentra en la costa Sur-central de Cuba. Las características geográficas de esta área podrían favorecer la conectividad entre las poblaciones de peces. Esta relación se establece entre los hábitats a partir del intercambio de materia y flujos de energía (Sale y Kritzer, 2003).

El anidamiento puede ser el resultado de las diferencias en las capacidades de dispersión de las especies. Por tanto los colonizadores más fuertes alcanzarían mayor cantidad de áreas, mientras que las especies con una menor capacidad de dispersión permanecerán restringidas, lo cual puede generar un modelo de anidamiento (Valdovinos *et al.*, 2010). La conectividad depende del tiempo de vida de las larvas y la efectividad de los patrones que ayudan a dicha dispersión. La distancia, la dirección de las corrientes y contracorrientes, juegan un papel importante en la dispersión de las larvas y por lo tanto tienen influencia considerable en la demografía y estructura genética de las especies marinas (González, 2007).

Es el único modelo que no depende de la competencia interespecífica y ha sido más comúnmente observado en sistemas influenciados por las fuerzas de extinción local. Según Ulrich *et al.* (2009), el anidamiento es un modelo de coexistencia de especies intrínsecamente relacionado con el grado de agregación de las mismas. Entre los posibles factores determinantes del grado de anidamiento de una comunidad se encuentran el área, el aislamiento o la elevación, como

características de las islas y el tamaño corporal o la densidad poblacional, como caracteres asociados a las especies (Feeley, 2003).

6. Conclusiones

1. En las Áreas Marinas Protegidas de la costa Sur de Cuba se encontró una alta diversidad beta determinada por el recambio de especies en las comunidades de peces.
2. Aunque el valor de anidamiento fue bajo, la mayoría de las AMP mostraron un fuerte anidamiento dentro del Parque Nacional Jardines de la Reina, debido a la alta diversidad de especies, el estado de conservación y el aislamiento de sus comunidades.
3. La distancia geográfica entre las AMP de la costa Sur de Cuba no influyó significativamente sobre la diversidad beta. En cambio, la composición de hábitats fue determinante lo que demuestra la fuerte asociación entre las especies y los hábitats en que viven.

7. Recomendaciones

1. Caracterizar de forma más detalladas la composición de hábitats de las AMP para evaluar con más precisión su influencia sobre los componentes de la diversidad beta.

8. Referencias bibliográficas

- Alcala, A.C., Russ, G. R., Maypa, A. P. y Calumpong, H. P. (2005) A long-term, spatially replicated experimental test of the effect of marine reserves on local field yields. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 62: 98-108.
- Alcolado, P. M. (2006) Diversidad, utilidad y estado de conservación de los biotopos marinos. En: Claro, R. (Ed.). *La biodiversidad marina de Cuba*. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Instituto de Oceanología. Cuba.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N.J. B., Stegen, J. C. y Swenson, N. G. (2011) Navigating the multiple meanings of biodiversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology*. 14: 19-28.
- Angeler, D. (2013) Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*: 19(7): 772-781.
- Angulo, J., González-Sansón, A., Aguilar, C. y González-Díaz, P. (2004) Biodiversidad en la zona de buceo del Parque Nacional de Punta Francés, Isla de la Juventud, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 25(2): 90-102.
- Angulo-Valdés, J. (2005) *Effectiveness of a Cuba Marine Protected Area in meeting multiple management objectives*. Halifax, Canadá.
- Appeldoorn, R. S. y Lindeman, K. C. (2003) A Caribbean-wide survey of marine reserves: spatial coverage and attributes of effectiveness. *Gulf and Caribbean Research Journal*. 14(2): 139-154.
- Arita, H. T. y Rodríguez, P. (2002) Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*. 25(5): 541-550.

- Baisre, J. A. (1985). Los recursos pesqueros marinos de Cuba: Fundamentos ecológicos y estrategia para su utilización. *Revista de Investigaciones marinas*. 12(1-3): 117-124.
- Balleza, J. y Villaseñor, J. L. (2011) Contribución del estado de Zacatecas (México) a la conservación de la riqueza florística del desierto Chihuahuense. *Acta Botánica Mexicana*. 94: 61–89.
- Banks, S. C., Piggott, M. P., Williamson, J. E., Bove, U., Holbrook, N. J. y Beheregaray, L. B. (2007) Oceanic variability and coastal topography shape genetic structure in a long-dispersing sea urchin. *Ecology*. 88: 3055-3064.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*. 19(1): 134-143.
- Baselga, A. y Orme, C. D. L. (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(5): 808–812.
- Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006) Ecology from individuals to ecosystems. 4ta Ed. Blackwell Publishing Ltd.
- Bloch, C. P., Higgins, C. L. y Willig, M. R. (2007) Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos*. 116: 395-406.
- Botsford, L. W., White, J. W., Coffroth, M. A., Paris, C. B., Planes, S., Shearer, T. L., Thorrold, S. R. y Jones, G. P. (2009) Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs*. 28: 327-337.
- Bousquets, J. L. y Morrone, J. J. (2001) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica*. Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. D.F: México.
- Brock, R. J., Kenchington, E. y Martínez Arroyo, A. (2012) Directrices científicas para la creación de redes de áreas marinas protegidas en un contexto de cambio climático. Comisión para la Cooperación Ambiental. Montreal: Canadá.
- Brown, J. H., Marquet, P. A. y Taper, M. L. (1993) Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *American Nature*. 142: 573-584.

- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E. y Zuria, I. (2012) Beta diversity: half a century of advances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 879-891.
- Campos, A. C. (2012) *Efecto de la invasión del pez león (Pterois volitans) sobre los patrones de coexistencias en las comunidades de peces marinos de Cuba*. Departamento de Biología. Santiago de Cuba, Cuba. Universidad de Oriente.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. y Gomes, P. (2012) Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 760–771.
- Claro, R. (2006a) Filo Chordata, Peces - Subfilos Cephalochordata (Acrania) y Vertebrata (Craniata). En: Claro, R. (Ed.). *La biodiversidad marina de Cuba*. Instituto de Oceanología. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Cuba.
- Claro, R. (2006b) Regiones biogeográficas: características y valores naturales. En: Claro, R. (Ed.). *La biodiversidad marina de Cuba*. Instituto de Oceanología. Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente. Cuba.
- Claro, R. y Lindeman, K. C. (2003) Spawning aggregation sites of Snapper and Grouper species (Lutjanidae and Serranidae) on the Insular Shelf of Cuba. *Gulf and Caribbean Research*. 14(2): 91-106.
- Claro, R. y Parenti, L. R. (2001) The marine ichthyofauna of Cuba. En: Claro, R., K.C. Lindeman, L.R. Parenti (Eds.). *Ecology of the marine fishes of Cuba*. pp 21-57. Smithsonian Institution. Washington, EE.UU.
- Claro, R. y Reshetnikov, Y. S. (1994) Condiciones de hábitats. En: Claro, R. (Ed.) *Ecología de los peces marinos de Cuba*. pp 13-54. Instituto de Oceanología y Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México.
- Claro, R. y Robertson, D. (2010) *Los peces de Cuba*. Instituto de Oceanología, CITMA. La Habana. Cuba
- Claro, R., Baisre, J. A., Lindeman, K. C. y García-Arteaga, J. P. (2001) Cuban fisheries: historical trends and current status. En: Claro, R., Lindeman, K. C., Parenti, L. R. (Eds.). *Ecology of the marine fishes of Cuba*. pp 194-219. Smithsonian Institution. Washington, EE.UU.

- Clauson-Kaas, S., Richardson, K., Rahbek, C. y Holt, B.G. (2017) Species-specific environmental preferences associated with a hump-shaped diversity/temperature relationship across tropical marine fish assemblages. *Journal of Biogeography*. 44(10): 2343-2353.
- Clero, L. y Cabrera, R. (2012) Comunidades de algas marinas en el archipiélago Jardines de la Reina y en la bahía de Nuevitas, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*. 32-33: 269-275.
- Cobián, R. D. (2010) Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Marinas. Cuba. Universidad de La Habana.
- Cocheret de la Morinière, E., Nagelkerken, I., Van der Meij, .H. y Velde, G. V. D. (2004) What attracts juvenile coral reef fish to mangroves: habitat complexity or shade? *Marine Biology*. 144: 139-145.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B. J. A, Nagelkerken, I. y Velde, G. V. D. (2003) Diet shifts of Caribbean grunts (Haemulidae) and snappers (Lutjanidae) and the relation with nursery to coral reef migrations. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 57(5-6): 1079-1089.
- Colectivos de autores (2015) Memorando de entendimiento sobre la conservación de tiburones migratorios. CMS.Sharks.MOS2.Doc.8.2.7.
- Cook, R. R. (1995) The relationship between nested subsets, habitat subdivision and species diversity. *Oecologia*. 101: 205-210.
- D'agata, S., Mouillot, D., Wantiez, L., Friedlander, A.M., Kulbicki, M. y Vigliola, L. (2016) Marine reserves lag behind wilderness in the conservation of key functional roles. *Nature Communications*. DOI: 10.1038/ncomms12000.
- Dajoz, R. (1979) Tratado de ecología. 2da. Edición. Edit. Mundi Prensa España.
- Dorenbosch, M., Riel, M. C. V., Nagelkerken, I. y Velde, G. V. D. (2004) The relationship of reef fish densities to the proximity of mangrove and seagrass nurseries. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 60: 37-48.

- Dorenbosch, M., Verberk, W. C. E. P., Nagelkerken, I. y Van der Velde, G. (2007). Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*.334: 103-116.
- Driscoll, D.A. (2008) The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape. *Oikos*. 117: 297-309.
- Feeley, K. (2003): Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. **Oecología**. 137: 104-113.
- Figueredo-Martín, T., Pina-Amargós, F., Angulo-Valdés, J., Gómez-Fernández, R. (2010). Buceo contemplativo en Jardines de la Reina, Cuba: Caracterización y percepción sobre el estado de conservación del área. *Revista de Investigaciones Marinas*. 31(1): 23-32.
- Freon, P. y Misund, O. A. (1999) Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment. Oxford, Inglaterra: Fishing New Books.
- Friedlander, A. M., Brown, E. K., Jokiel, P. L., Smith, W. R. y Rodgers, K. S. (2003) Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs*. 22: 291-305.
- Galford, G.L, Fernandez, M.R., Roman, J., Monasterolo, I., Ahmed, S., Fiske, G., González-Díaz, P. y Kaufman, L. (2018) Cuban land use and conservation, from rainforests to coral reefs. *Bulletin of Marine Science*. 94(2): 171–191.
- García-Arteaga, J. P., Claro, R., Sierra, L.M. y Valdés-Muñoz, E. (1990) Características del reclutamiento en la plataforma de los juveniles de peces neríticos en la región oriental del Golfo de Batabanó. En: Claro, R. (Ed.). *Asociaciones de peces en el Golfo de Batabanó*. pp 96-122 .
- García-Charton, J. A. y Pérez-Ruzafa, Á. (1998) Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in SW Mediterranean. *Marine Ecology*. 19: 111-128.
- García-Rodríguez, A. (2010) Variabilidad diurna de las asociaciones de peces en un arrecife somero del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. Facultad de Biología. La Habana, Cuba Universidad de la Habana.

- Gillanders, B. M. (2006) Seagrasses, fish and fisheries. Springer. Dordrecht. Holanda, 503-536 pp.
- Giller, P. S., Hillebrand, H., Berninger, U. G., Gessner, M., Hawkins, S., Inchausti, P., Inglis, C., Leslie, H., Malmqvist, B., Monaghan, M. T., Morin, P. J. y O'Mullan, G. (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*. 104: 423-436.
- González, M. B. R. (2007). Conectividad entre áreas marinas protegidas. In *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. pp. 311-316. Sociedad Entomológica Aragonesa, SEA.
- Greve, M., Gremmen, N.J.M., Gaston, K.J. y Chown, S.L. (2005) Nestedness of Southern Ocean island biotas: ecological perspectives on a biological conundrum. *Journal of Biogeography*. 32: 155-168.
- Halpern, B., Selkoe, K., White, C., Albert, S., Aswani, S. y Lauer, M. (2013) Marine protected areas and resilience to sedimentation in the Solomon Islands. *Coral Reefs*. 32: 61–69.
- Harrison, S., Ross, S. y Lawton, J. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*. 66(1): 151-158.
- Hazen, E.L., Jorgensen, S., Rykaczewski, R.R. (2013) Predicted habitat shifts of Pacific top predators in a changing climate. *Nature. Climate Change*. 3: 234–238.
- Heemstra, P.C. y Randall, J.E. (1993) FAO Species Catalogue Vol. 16 Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae): An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper, and lyretail species known to date. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- IUCN (2017) The IUCN red list of threatened species. Version 2017-1.
- Jaksic, F. M. y Marone, L. (2007) Ecología de comunidades. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago de Chile. Chile, 336 p.
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M. y Eagle, J. V. (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 101(21): 8251-8253.

- Kendall, M. S., Kruer, C. R., Buja, K. R., Christensen, J. D., Finkbeiner, M. y Monaco., M. E. (2002) Methods used to map the benthic habitats of Puerto Rico and the U. S. Virgin Islands. NOAA Tech. NOS NCCOS CCMA.
- Koleff, P. (2005) Conceptos y medidas de la diversidad beta. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (Eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*.
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. y Gaston, K. J. (2002.) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*. 70: 966-979.
- Lester, S.E., Halpern, B.S. y Grorud-Colvert, K. (2009) Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*. 384: 33–46.
- Magurran, A. (1988) Ecological diversity and its measurements. Nueva Jersey, EE.UU. Princeton University Press
- Martínez-Daranas, B. (2007) Características y estado de conservación de los pastos marinos en áreas de interés del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba. La Habana, Cuba. Universidad de La Habana.
- Martínez-Daranas, B. (2010) Los pastos marinos de Cuba y el cambio climático. En: Hernández Zanuy A, Alcolado, P.M. *La biodiversidad en ecosistemas marinos y costeros del litoral de Iberoamérica y el cambio climático*. Memorias del Primer Taller de la Red CYTED BIODIVMAR. La Habana. Cuba.
- Martínez-Daranas, B. y Suárez, A.M. (2018) An overview of Cuban seagrasses. *Bulletin of Marine Science*. 94(2): 269–282.
- Mcabendroth, L., Foggo, A., Rundle, S.D. y Bilton, D.T. (2005) Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology*. 74: 41-49.
- Medeiros, C., Hepp, L., Patrício, J. y Molozzi, J. (2016) Tropical estuarine macrobenthic communities are structured by turnover rather than nestedness. *PLOS One*. 11(9): e0161082.

- Menéndez, L. y Priego, A. (1994) Los manglares de Cuba. En: Suman, D. (Ed.). El ecosistema de manglar en América Latina y la Cuenca del Caribe: su manejo y conservación. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science & The Tinker Foundation. *Ecología*. 64-75.
- Mocheek, A. D. y Valdés-Muñoz., E. (1983) Acerca de la conducta de los peces de la comunidad costera en la plataforma cubana. *Revista de Ciencias Biológicas*. 9: 87-106.
- Mohamed-Harris, J. y Vinobaba, P. (2013) Assessment the Present Status of Batticaloa Lagoon, Sri Lanka by means of Water Quality, Fish Diversity Indices and Pollution Indicating Planktons. *Journal of Biodiversity and Endangered Species*.
- Moreno, C. E. (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA. Zaragoza. 1.
- Moreno, C. E. y Rodríguez, P. (2011) Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia*. 167: 889-892.
- Mumby, P.J, Flower, J., Chollett,I., Box, S. J.(2014) Hacia la resiliencia del arrecife y medios de vida sustentables: Un manual para los administradores de arrecifes de coral del Caribe. University of Exeter.
- Mumby, P.J., Edwards, A.J., Arias-Gonzalez, J.E., Lindeman, K.C., Blackwell, P.G., Gall, A., Gorchysnka, M.I., Harborne, A.R., Pescod, C.L., Renken, H., Wabnitz, C.C.C. y Llewellyn, C. (2004) Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*. 427: 533-536.
- Mustamaki, N., Jokinen, H., Scheinin, M., Bonsdorff, E. y Mattila, J. (2015) Seasonal smallscale variation in distribution among depth zones in a coastal Baltic Sea fish assemblage. *ICES Journal of Marine Science*. 72(8): 2374-2384.
- Navarro-Martínez, Z. M. y Angulo-Valdés, J. A. (2015) Estado de conservación de la ictiofauna arrecifal en parques nacionales cubanos. *Revista Investigaciones Marinas*. 35: 82-99.

- Paris, C., R. K. Cowen, R. Claro y K.C. Lindeman. (2005) Larval transport pathways from Cuban snapper (Lutjanidae) spawning aggregations based on biophysical modeling. *Marine Ecology Progress Series*. 296: 93-106
- Parrish, J. D. (1989) Fish communities of interacting shallow-water habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series*. 58: 143-160.
- Pérez-Ruzafa, Á., González-Wangüemert, M., Lenfant, P., Marcos, C. y García-Charton, J. A. (2006) Effects of fishing protection on the genetic structure of fish populations. *Biological Conservation*. 129: 244-255.
- Pina-Amagós, F., González-Sansón, G., Martín-Blanco, F. y Valdivia, A. (2014) Evidence for protection of targeted reef fish on the largest marine reserve in the Caribbean. *PeerJ*. 2: e274.
- Pina-Amargós, F., Clero-Alonso, L., Martín-Blanco, F., Hernández-Fernández, L., Acosta de la Red, W., Cabreja-Ávila, L., Alcolado, P.M., Claro, R., Cantelar, K.R., González-Ferrer, S. y García-Arteaga, J.P. (2006) Biotas marina del ecosistema Jardines de la Reina. En: *Ecosistemas costeros: biodiversidad y gestión de recursos naturales*. Compilación por el XV Aniversario del CIEC. Sección II. Ecosistema Jardines de la Reina. CIEC. Editorial CUJAE. ISBN: 959-261-254-4.
- Pina-Amargós, F. (2008) Efectividad de la Reserva Marina de Jardines de la Reina en la conservación de la ictiofauna. La Habana, Cuba. Universidad de la Habana, 118 pp.
- Pina-Amargós, F., Claro, R., García, J. P., López, N. y González-Sansón, G. (2007) Ictiofauna del archipiélago Jardines de la Reina, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 28(3): 217-224.
- Plan del Sistema Nacional de Áreas Protegidas 2014-2020. Ministerio de Ciencias Tecnología y Medio Ambiente. La Habana, Cuba.
- Pressey, R. L. (1994) Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiversity and Conservation*. 3: 242-262.

- Pressey, R. L., Humphries, C. J., Margules, C. R., VaneWright, R. I y Williams, P.H.(1993) Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecology. Evolution*. 8: 124-128.
- Preston, F.W. (1960) Time and space and the variation of species. *Ecology*. 41: 611-627.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Randall, J.E. (1996) Caribbean reef fishes. Third Edition - revised and enlarged. T.F.H. Publications, Inc. Ltd.Hong Kong. 368 pp.
- Roberts, C. M. y Sargant, H. (2002) The fishery benefits of fully protected marine reserves: Why habitat and behaviour are important? *Natural Resource Modeling*. 15(4): 487-507.
- Roman, J. (2018) The ecology and conservation of Cuba's coastal and marine ecosystems. *Bulletin of Marine Science*. 94(2): 149–169.
- Sadovy, Y. y Eklund, A. (1999) Synopsis of biological data on Nassau grouper, *Epinephelus striatus* (Bloch 1792), and the jewfish, *E. itajara* (Lichtenstein 1822). NOAA Technical Report NMFS.146.
- Sale, P.F. y Kritzer, J.P. (2003) Determining the extent and spatial scale of population connectivity: decapods and coral reef fishes compared. *Fisheries Research*. 65: 153-172.
- Scott, J. M., Csuti, B., Jacobi, J. D. y Estes, J. (1993) GAP Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity. *Wildlife monographs*. 57 (1): 8-9.
- Serafy, J.E., Shideler, G.S., Araújo, R.J., Nagelkerken, I. (2015) Mangroves enhance reef fish abundance at the Caribbean regional scale. *PLoS One*. 10(11): e0142022.
- Sierra, L. M., Claro, R. y Popova, O. A. (2001) Trophic Biology of the Marine Fishes of Cuba. En: R. Claro, K. C. L. y. L. R. P. (Eds.). *Ecology of the Marine Fishes of Cuba*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Simberloff, D. (1974) Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 161-182.

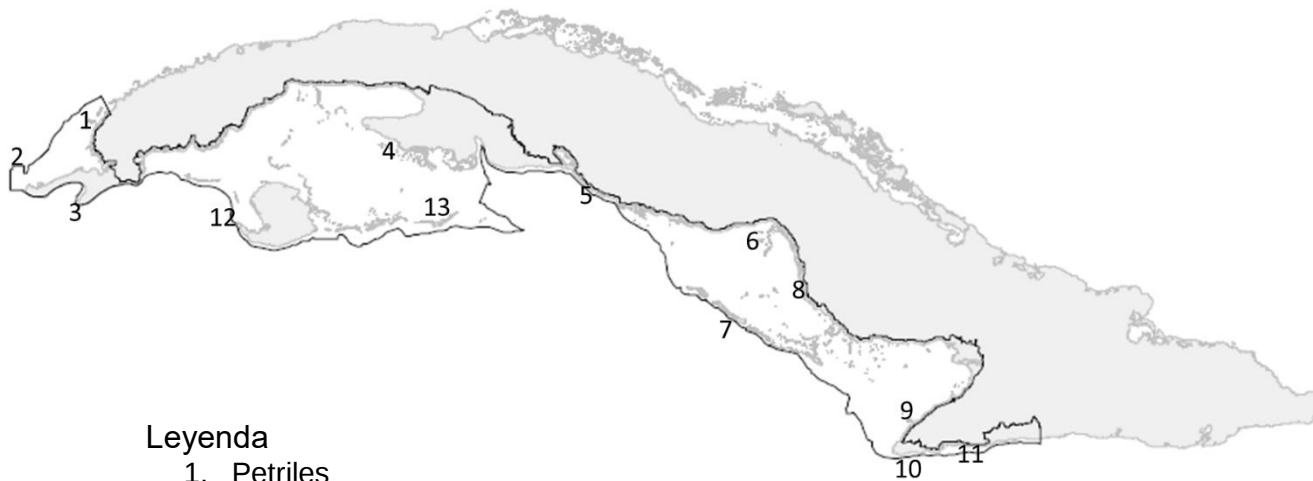
- Simberloff, D. (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*. 57: 629-648.
- Smith, C.L. (1971) A revision of the American groupers: *Epinephelus* and allied genera. Bulletin of the American Museum of Natural History. 146: 69-241.
- Soininen, J., McDonald, R. y Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*. 30: 3-12.
- Sonco, R. (2013) Estudio de la diversidad alfa y beta en tres localidades de un bosque montano en la región de Madidi. La Paz, Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés. Facultad de Agronomía.
- Sotolongo, L. B. D. (2015) Efecto de la restauración ambiental en Laguna Larga (Cayo Coco, Cuba) sobre la asociación de peces en su canal de comunicación al mar. Santa Clara, Cuba. Universidad Central "Marta Abreu" de las Villas. Departamento de Biología.
- Suman, D. O. (1994) El Ecosistema de manglar en América Latina y la Cuenca del Caribe. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science. Universidad de Miami & the Tinker Foundation. New York, 263 pp.
- Sylva, D.P. (1990) Sphyraenidae. En: Quero, J.C., Hureau, J.C., Karrer, C., Post, A. y Saldanha, L. (Eds.) Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA). Paris.
- Taylor, D. S., Reyier, E. A., McIvor, C. C. y Davis, W. P. (2007) An assessment of ichthyofaunal assemblages within the mangal of the belize offshore cays. *Bulletin of Marine Science*. 80: 721-737.
- Ulrich, D. H., M. Almeida-Neto y N. J. Gotelli. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*. 118:3-17.
- Valderrama, P.S., Hernández, A. A., González, M.J., et al., (2018) Marine protected areas in Cuba. *Bulletin of Marine Science*. 94(2): 423–442.
- Valdéz-Muñoz, E. y Mocheck, A. D. (2001) Behavior of Marine Fishes of the Cuban Shelf. En: Claro, R.(Eds.) *Ecology of the Marine Fishes of Cuba*.

- Valdovinos, C., A. Kiessling, Mardones, M., Moya, C., Oyanedel, A., Salvo, J., Olmos, V. y Parra, O. (2010) Distribución de Macroinvertebrados (Plecoptera y Aeglidae) en ecosistemas fluviales de la Patagonia chilena: ¿Muestran señales biológicas de la evolución geomorfológica postglacial? *Revista Chilena de Historia Natural*. 83: 267-287.
- Vellend, M. (2001) Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*. 12: 545-552.
- Villéger, S., Grenouillet, G. y Brosse, S. (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*. 22: 671–681.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Flores-Hernández, D. y Mouillot, D. (2010) Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*. 20: 1512-1522.
- Villéger, S., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernandez, D. y Mouillot, D. (2012) Low functional β -diversity despite high taxonomic β -diversity among tropical estuarine fish communities. *PLOS One*. 7(7): e40679.
- Weiher, E. y Keddy, P. A. (1999) Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge, Reino Unido. Cambridge University Press.
- Wethered, R. y Lawes, M.J. (2005) Nestedness of bird assemblages in fragmented Afrotropical forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation*. 123: 125-137.
- Whittaker, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 21: 213-251.
- Wilkinson, C. (2008). Status of coral reefs of the world: 2008 global coral reef monitoring network and reef and rainforest research centre. 296.
- Willis, T. J., Badalamenti, F. y Milazzo, M (2006) Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 331: 108-120.
- Wright, D. H. y Reeves, J. H. (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*. 92.

Wright, D. H., Patterson, B. D., Mikkelsen, G. M., Cutler, A. y Atmar, W. (1998) A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*. 113: 1-20.

Anexos

Anexo I. Diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba



Leyenda

1. Petriles
2. San Antonio
3. Guanacabibes
4. Ciénaga de Zapata
5. Guajimico
6. Cayos de Ana María
7. Jardines de la Reina
8. Macurije
9. BBE- Managuano
10. Granma
11. Macío
12. Punta Francés
13. Cayo Largo

Anexo II. Diversidad beta entre las AMP de la costa Sur de Cuba

	Petriles	San Antonio	Guanah.	Zapata	Francés	Cy. Largo	Macurije	Ana María	J. Reina	Guajimico	BBE-Managuano	Macío
San Antonio	0,579											
Guanah.	0,024	0,573										
Zapata	0,507	0,578	0,511									
Francés	0,467	0,548	0,486	0,541								
Cayo Largo	0,500	0,559	0,517	0,552	0,487							
Macurije	0,978	0,991	0,989	0,983	0,976	0,958						
Ana María	0,763	0,862	0,780	0,769	0,772	0,756	0,903					
J.Reina	0,732	0,668	0,739	0,649	0,744	0,691	0,976	0,810				
Guajimico	0,549	0,577	0,553	0,348	0,550	0,507	0,982	0,818	0,645			
BBE-Managuano	0,694	0,793	0,710	0,638	0,655	0,669	0,909	0,532	0,772	0,697		
Macío	0,599	0,610	0,611	0,479	0,546	0,500	0,965	0,739	0,568	0,476	0,605	
Granma	0,589	0,620	0,593	0,569	0,591	0,507	0,939	0,694	0,652	0,558	0,585	0,410

Guanah. = Guanahacabibes

Anexo III. Anidamiento entre las AMP de la costa Sur de Cuba

	Petriles	San Antonio	Guanah.	Zapata	Francés	Cy. Largo	Macurije	Ana María	J. Reina	Guajimico	BBE-Managuano	Macío
San Antonio	0,070											
Guanah.	0,024	0,082										
Zapata	0,142	0,032	0,155									
Francés	0,032	0,112	0,020	0,170								
Cayo Largo	0,032	0,043	0,040	0,086	0,067							
Macurije	0,144	0,068	0,066	0,150	0,143	0,358						
Ana María	0,061	0,058	0,050	0,140	0,043	0,082	0,653					
J. Reina	0,600	0,559	0,604	0,489	0,648	0,648	0,976	0,658				
Guajimico	0,094	0,012	0,104	0,036	0,130	0,067	0,149	0,089	0,574			
BBE-Managuano	0,021	0,045	0,015	0,133	0,006	0,044	0,909	0,096	0,563	0,085		
Macío	0,218	0,107	0,223	0,099	0,321	0,236	0,521	0,264	0,412	0,137	0,279	
Granma	0,107	0,026	0,116	0,003	0,140	0,093	0,939	0,200	0,491	0,018	0,157	0,124

Guanah. = Guanahacabibes

Anexo IV. Recambio de especies entre las AMP de la costa Sur de Cuba

	Petriles	San Antonio	Guanah.	Zapata	Francés	Cy. Largo	Macurije	Ana María	J. Reina	Guajimico	BBE-Managuano	Macío
San Antonio	0,509											
Guanah.	0	0,491										
Zapata	0,365	0,545	0,356									
Francés	0,436	0,436	0,466	0,371								
Cayo Largo	0,468	0,516	0,477	0,467	0,420							
Macurije	0,833	0,923	0,923	0,833	0,833	0,600						
Ana María	0,702	0,804	0,729	0,629	0,729	0,674	0,250					
J.Reina	0,132	0,109	0,135	0,160	0,096	0,043	0	0,152				
Guajimico	0,455	0,566	0,449	0,313	0,420	0,441	0,833	0,729	0,071			
BBE-Managuano	0,672	0,748	0,695	0,505	0,649	0,625	0	0,436	0,209	0,613		
Macío	0,381	0,504	0,388	0,380	0,225	0,264	0,444	0,475	0,156	0,338	0,326	
Granma	0,482	0,595	0,477	0,566	0,451	0,414	0,000	0,494	0,161	0,541	0,429	0,286

Guanah. = Guanahacabibes

Anexo V. Composición de hábitats de las AMP de la costa Sur de Cuba

	Petriles	San Antonio	Guanah.	Zapata	Francés	Cy. Largo	Macurije	Ana María	J. Reina	Guajimico	BBE-Managuano	Macío
San Antonio	0,667											
Guanah.	0,500	0,778										
Zapata	0,400	0,500	0,333									
Francés	0,333	0,429	0,600	0,333								
Cayo Largo	0,500	0,857	0,429	0,500	0,625							
Macurije	0,778	1,000	0,571	0,625	0,889	0,600						
Ana María	0,600	0,889	0,375	0,600	0,556	0,750	0,714					
J.Reina	0,400	0,500	0,500	0,222	0,125	0,667	0,778	0,444				
Guajimico	0,444	0,333	0,556	0,250	0,375	0,571	0,714	0,800	0,444			
BBE-Managuano	0,556	0,714	0,667	0,556	0,286	0,714	0,857	0,429	0,375	0,625		
Macío	0,375	0,714	0,667	0,556	0,286	0,500	0,857	0,625	0,375	0,625	0,571	
Granma	0,600	0,571	0,375	0,250	0,556	0,571	0,500	0,667	0,444	0,286	0,778	0,625

Guanah. = Guanahacabibes