

UCLV
Universidad Central
"Marta Abreu" de Las Villas



FCA
Facultad de
Ciencias Agropecuarias

TRABAJO DE DIPLOMA

Departamento de Biología

Superposición de nichos en asociaciones de peces de una laguna
eutrofizada en Cayo Coco, Cuba

Autora: Yeliany Martínez Gómez

Tutores: Msc. Yunier Olivera Espinosa

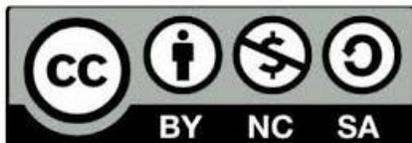
Dr. C. Fabian Pina Amargós

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

Superposición de nichos en asociaciones de peces de una laguna eutrofizada en Cayo Coco, Cuba

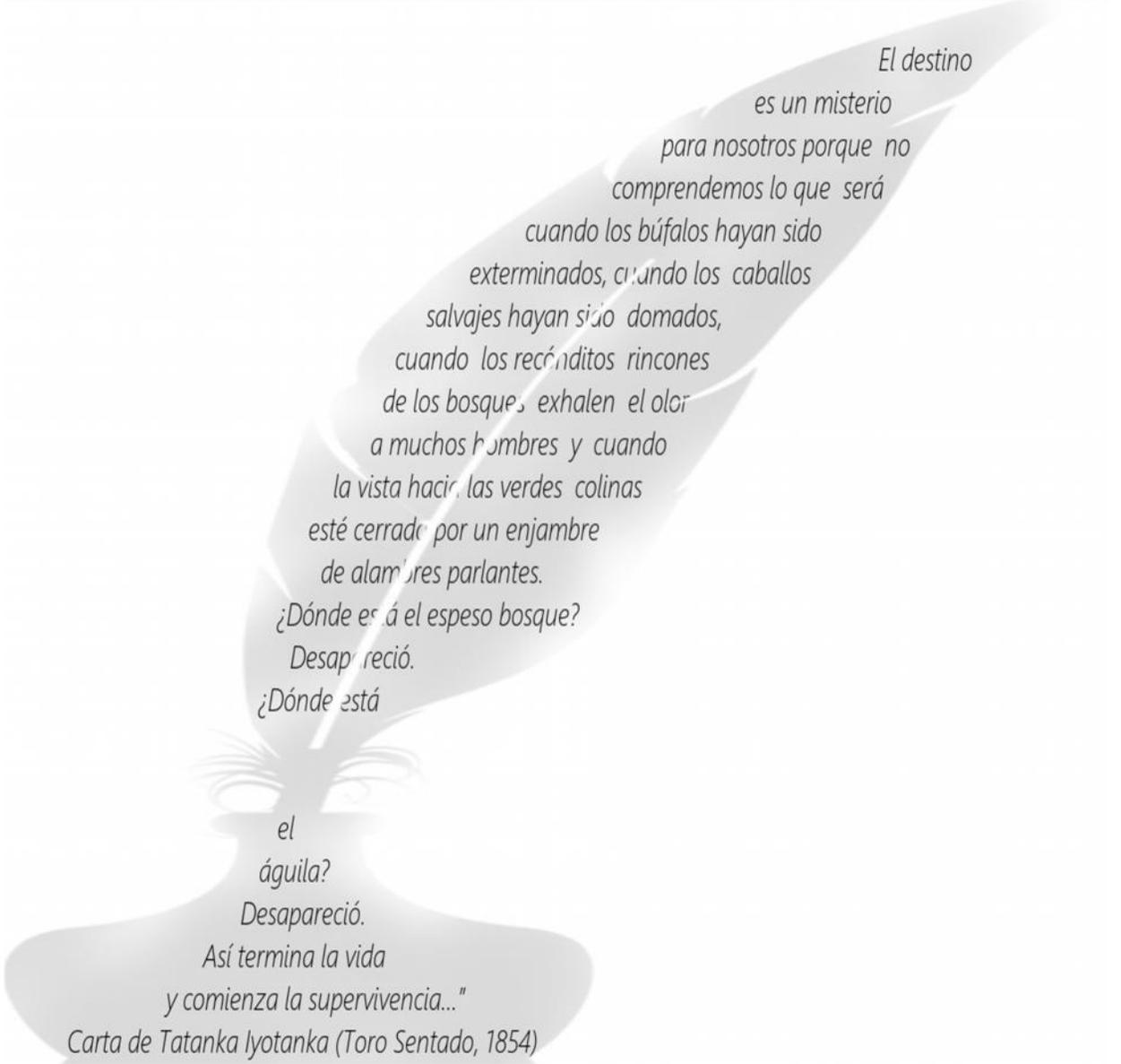
Autora: Yeliany Martínez Gómez

Tutores: MSc. Yunier Olivera Espinosa¹

Dr.C. Fabián Pina Amargós²

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

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



El destino
es un misterio
para nosotros porque no
comprendemos lo que será
cuando los búfalos hayan sido
exterminados, cuando los caballos
salvajes hayan sido domados,
cuando los recónditos rincones
de los bosques exhalen el olor
a muchos hombres y cuando
la vista hacia las verdes colinas
esté cerrada por un enjambre
de alambres parlantes.
¿Dónde está el espeso bosque?
Desapareció.
¿Dónde está

el
águila?
Desapareció.
Así termina la vida
y comienza la supervivencia..."

Carta de Tatanka Iyotanka (Toro Sentado, 1854)

Todo se lo debo a mis grandes amores "mis padres".

Mamá esta tesis es para ti, por ser mi luz en todo este largo camino.

Agradecimientos

A mi familia a quienes debo todo el amor y la dedicación con que he contado para llegar a la meta, en especial a mi Mamá que ha vivido intensamente junto a mi cada uno de los momentos transitados, dándome siempre todo su amor, consejos y apoyo. Mamá te amo, ser tu hija es un privilegio, gracias por ser mi ángel. A mi abuela por soportar mis malcriadeces, te adoro. A mi tata por ser mi ejemplo y mi hermanito bello. A mi papito porque si tuviese que pedir un deseo, te pediría a ti como mi Papá nuevamente porque luchas para que su gaviota siga adelante. A Cecilio porque lo queremos y es parte de nuestra familia. A islay por ser mi gordo favorito. Gracias por complacerme tanto y por ser la alegría de la casa.

Cómo dejar de mencionar a mis compañeros de aula, con los que he compartido días y noches de estudios, desvelos, preocupaciones y alegrías hasta lograr nuestros objetivos. A ellos, incluso a los que no están con nosotros ahora, porque aprendimos a trabajar en grupo, de tal forma que nuestros profesores hallaban raro que se pareciera hasta la forma en la que respondíamos los exámenes.

En especial a los muchachos que estaban en el Ciec junto a mí en esta etapa final (Ariandy, Eliany, Eily, David y las Claudias), porque nos apoyamos mucho, fuimos un buen equipo, cada uno con sus chistes y locuras lograba que el que se sintiese atareado se relajara un poco. Recuerdo cuando nos quedábamos hasta tarde, hablando acerca de lo que nos depararía el futuro. Hoy ese momento está cada vez más cerca. A Ariandy por ser nuestro hermanito y más fiel guardaespaldas. A las niñas porque fueron con las que compartí los más lindos momentos, en especial a la mantequilla, a rosario (Eliany) por abrirnos los ojos cuando muchas veces no nos dábamos cuenta de lo que pasaba a nuestro alrededor.

A Julio porque nos acompañó en todas nuestras locuras y travesías. Gracias por tus pesadeces y por hacernos reír tantas veces.

A Claudia por ser mi amiga, tarea que no es fácil porque tuvo que soportar mis pesadeces, enojos y debes en cuando mi mal humor. Gracias por no dejarme sola, por cuidarme tanto y por regañarme cuando lo merecía. Las dos aprendimos a entendernos y a dejar que el tiempo dijera que tenemos la dicha de ser hermanas. A tu familia (Inés, Miguelin y Geidy) por acogerme siempre, aunque fueran momentos difíciles y porque consiguieron que me sintiera

feliz a pesar de estar lejos de mi casa, gracias por sus lindas atenciones y por tratarme como una hija.

A betsy porque empezamos la universidad con miedo, llorando porque creíamos que iba a ser complicado estar alejadas, pero sencillamente eso prueba que cuando uno quiere a la otra persona no importa la distancia, siempre estuvimos una al lado de la otra desde lejos, sobre todo en esta última etapa. Te quiero mucho...

Amigas: Ustedes forman parte de lo mejor que tengo, lo que me hace ser una persona que si bien no es perfecta, siempre se esfuerza por dar algo bueno al mundo, se convirtieron en lingotes de oro dentro de mi cofre. No necesita pasar toda la vida para descubrir que, a veces, una alma gemela viene disfrazada de amistad. Gracias por ser parte de mi vida.

A los amigos de mi mamá y de Islay por sacrificarse siempre que hizo falta (Perdomo, Alain, Davi y Jose).

Un especial agradecimiento al Colectivo del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros, por su acogida, en especial a Nela, Maikel, Toni y a Dania por malcriarnos. A Maibelyn (por tus peinados y porque me despertabas cada lunes). A Jose puu.., Jorge y Vitico gracias por compartir tantos momentos.

A Daylí que me extendió su mano cuando le dije que quería hacer la tesis lejos, gracias por tus consejos.

Gracias a mis profesores que me transmitieron sus conocimientos a lo largo de estos años, con profesionalidad y exigencia.

A Yunier porque le tengo cariño y lo admiro como profesional. Estoy súper agradecida y contenta por todo el tiempo que nos dedicó a pesar de tener sobre sus hombros la responsabilidad de tres hijos, una tarea complicada. Gracias por ser nuestro tutor y amigo sobre todas las cosas.

A todas y cada una de las personas que han estado a mi lado les dedico una sola palabra que encierra mi sentimiento más sincero, Gracias.

Resumen

Un problema fundamental en la ecología actual es identificar y relacionar los factores que determinan la coexistencia de las especies. Existen dos hipótesis principales sobre los procesos que pueden estructurar a las comunidades: la similitud límite y los filtros ambientales. En este estudio se analizó cuál de estos mecanismos tuvo mayor influencia en la comunidad de peces de Laguna Larga. Se realizaron muestreos desde junio de 2016 hasta marzo de 2017, utilizando el método de redes arrastre para la colecta de los individuos. Para caracterizar los rasgos funcionales se hizo un análisis morfométrico de cada individuo. Se analizó el balance entre los procesos de competencia y filtro ambiental en las asociaciones de peces, y se determinaron las similitudes interespecíficas de los peces. La mayor riqueza de especie se registró en el sitio Oeste, mientras que la mayor diversidad fue en el Este. En dicha laguna las familias más dominantes fueron Gerridae, Scaridae y Gobiidae. En relación con la dieta el predominio fue de individuos bentófagos. La coexistencia de las especies está mediada por la competencia interespecífica de manera general. En cuanto a las similitudes interespecíficas entre las especies se evidenciaron cuatro grupos principales en los que hubo mayor similitud, unas agrupadas con especies taxonómicas relacionadas, mientras que otras se agruparon porque tuvieron afinidades ecológicas.

Palabras claves: lagunas costeras, filtro ambiental, similitud límite, coexistencia de especies.

Abstract

Currently, a fundamental problem in the ecology is to identify and relate what factors determine species coexistence. There are two main hypotheses about the processes that structure communities: limiting similarity and environmental filtering. In this study it was analyzed which of these mechanisms has the greatest influence on the fish community of an eutrophic lagoon in Cayo Coco, Cuba. Samples were taken from June 2016 to March 2017, using a beach seine for the collection of individuals. To characterize the functional traits, a morphometric analysis of each individual was carried out. The balance between competition and environmental filter processes in the fish associations was analyzed, and the interspecific similarities of the fish were determined. The greatest species richness was found in the interior of the lagoon, although the greatest diversity was recorded near the communication channel with the sea. The most dominant families were Gerridae, Scaridae and Gobiidae. In relation to feeding habits, benthos feeder fishes were more abundant. In a general way, the coexistence of the species was mediated by interspecific competition. Regarding the interspecific similarities between species, there were four main groups with greater similarities, some grouped by taxonomically related species, while others were grouped by ecological affinities.

Key words: coastal lagoons, environmental filtering, limiting similarity, species coexistence

Tabla de contenidos

1.	Introducción.....	1
2.	Revisión bibliográfica	3
2.1.	Concepto de nicho	3
2.1.1.	Superposición de nichos.....	3
2.2.	Teoría de coexistencia de especies	5
2.2.1.	Filtro de hábitat.....	5
2.2.2.	Competencia y similitud límite	6
2.2.3.	Factores que determinan la estructura de las comunidades	6
2.3.	Lagunas costeras	7
2.3.1.	Asociaciones de peces en lagunas costeras	9
3.	Materiales y Métodos	12
Área de estudio.....		12
Métodos de muestreo		13
Obtención de datos		13
3.1.	Rasgos funcionales (ejes del nicho)	14
Análisis de datos.....		16
3.2.	Medidas de biodiversidad y superposición de nichos	16
3.3.	Similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces	16
4.	Resultados	18
4.1.	Diversidad biológica	18
4.2.	Superposición de nichos	21
4.3.	Similitudes interespecíficas	23
5.	Discusión	25
5.1.	Composición de la ictiofauna.....	25
5.2.	Superposición de nichos	27
5.3.	Similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces	28
6.	Conclusiones.....	31
7.	Recomendaciones.....	32
8.	Referencias Bibliográficas	33

1. Introducción

El concepto de nicho, definido por Acosta (2002) como la posición que ocupa una especie como resultado del conjunto de interacciones que mantiene con el medio, establece un vínculo estrecho entre los rasgos a nivel de individuos y la dinámica de las poblaciones dentro de las comunidades. La disponibilidad de un nicho ecológico para una especie depende, en gran medida, de las interacciones entre las especies que comprenden una comunidad ecológica y de las interacciones entre dichas especies y el ambiente que les rodea (Leibold y Geddes, 2005). Estas interacciones, en cambio, son afectadas por los rasgos fenotípicos de las especies interactuantes (Olivera, 2014).

El estudio de las comunidades naturales ha originado varias teorías e hipótesis para intentar explicar la estructura y funcionamiento de las mismas. A pesar de las décadas de investigación, una pregunta aún recibe mucha atención: ¿qué determina los patrones de biodiversidad? (Mouillot *et al.*, 2007). Muchos procesos con incidencias diferentes a varias escalas han sido propuestos, entre ellas destacan la hipótesis de similitud límite (MacArthur y Levins, 1967) y la hipótesis del filtro de hábitats (Cornwell *et al.*, 2006). La primera se basa en la competencia interespecífica y la diferenciación de nichos, y establece que especies con nichos ecológicos similares tienen menos probabilidades de coexistir que especies con nichos diferentes *loc. cit.* Esto implica que dos especies competidoras deben estar separadas por una distancia mínima en un espacio de nicho unidimensional para poder coexistir (Olivera, 2014). La segunda refiere que las especies con requerimientos ecológicos similares coexistirán con más frecuencia que lo esperado por casualidad si las condiciones ambientales actúan como un filtro que permite solo especies con nichos redundantes *op. cit.*

Aunque ambas hipótesis pueden parecer antagónicas, algunos autores coinciden en que la influencia de ambos factores es dependiente de la escala. Según Weiher y Keddy (1995), a escalas espaciales pequeñas, la homogeneidad de los hábitats hace que la competencia se convierta en la limitación más importante para la coexistencia de las especies. Sin embargo, otros autores defienden la idea de que, a escala local, la influencia del filtro de hábitats y la competencia depende de un balance entre ambos procesos (Acosta *et al.*, 2007; Mouillot *et al.*, 2007; Gómez *et al.*, 2010; Ulrich *et al.*, 2012). Ello implica que, en determinados ecosistemas,

las condiciones ambientales pueden provocar el predominio de especies con nicho similares, a pesar del efecto de la competencia.

Resultados recientes de un estudio de las asociaciones de peces de una laguna costera en Cayo Coco (Lladó, 2016) sugieren la existencia de un filtro ambiental debido a los gradientes de eutrofización y salinidad. Sin embargo, análisis adicionales de diversidad funcional indican que a pesar de las especies son funcionalmente poco diversas, la coexistencia de las especies está mediada por la presencia de nichos complementarios (Lladó *et al.*, 2016), un resultado de la similitud límite.

De ahí que una problemática importante a resolver es ¿qué factores son los que determinan la distribución de peces a escala local en una laguna costera; es la competencia o el balance entre competencia y filtro ambiental?

Una respuesta tentativa a esta disyuntiva es que *a escala local la competencia prevalece como un factor determinante en asociaciones de especies sometidas a un filtro de hábitats*. Si esta afirmación es cierta, las asociaciones de peces de una laguna costera en Cayo Coco limitadas por un filtro ambiental, presentan un espaciamiento equitativo en el espacio de nicho, correspondiente al predominio de la competencia interespecífica.

Objetivo general:

Analizar la superposición de nichos en las asociaciones de peces de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

Los objetivos específicos para responder esta predicción son:

1. Caracterizar los rasgos funcionales de las asociaciones de peces de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.
2. Analizar el balance entre los procesos de competencia y filtro ambiental en las asociaciones de peces de Laguna Larga.
3. Determinar las similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces de Laguna Larga.

2. Revisión bibliográfica

2.1. Concepto de nicho

El concepto del nicho ecológico no ha estado exento de críticas y ha sufrido diversas evoluciones a lo largo de su historia. Tanto Grinnell en 1917 como Elton en 1927 identificaron al nicho como una propiedad del ambiente, ya sea como el lugar que ocupa o el papel que desempeña una especie. MacArthur y Levins (1967) cambiaron el enfoque del nicho, ya no considerándolo como el intervalo de condiciones ambientales que permiten sobrevivir a una especie, sino como la distribución de la utilización de recursos por las especies. En años más recientes, Acosta (2002) definió al nicho como un concepto N-dimensional ya que comprende un conjunto de interacciones de diferente naturaleza entre el organismo y el ambiente, que constituye la base selectiva para la evolución. Las interacciones de la especie con el medio y los organismos que la rodean dan lugar a su función particular en el ecosistema.

Hay variables bióticas o abióticas, discretas o continuas, que pueden ser consideradas como ejes de hipervolumen. Se puede incluir (i) una condición ambiental (temperatura, salinidad, tipo de suelo), (ii) uso de recursos (tipo de presa, tipo de refugio), o (iii) un rasgo físico que indica el tipo de recurso utilizado (la longitud del intestino que puede indicar la dieta). Gracias a estas variables se puede representar las posiciones de los organismos en cierto lugar (Jasick y Marone, 2007). De esta forma, el nicho involucra a todos los recursos presentes del ambiente, las adaptaciones de los organismos y cómo se relacionan estos dos *op.cit.*

La utilización del hábitat y las dimensiones de tiempo influyen directamente sobre las divisiones de consumo. Donde la utilización de un determinado recurso por parte de un individuo influye sobre la probabilidad que tenga otro de utilizarlo (Acosta, 2002).

2.1.1. Superposición de nichos

El uso de un recurso (o recursos) por dos o más especies es cuantificado como el grado de superposición de nicho entre las especies (Pledger y Geange, 2009). Por lo tanto, evidencia la similitud de recursos utilizados por las especies. La superposición de nichos entre especies se puede ver como el volumen multidimensional en el que dos o más especies mantienen una

población viable en presencia de otros (Pledger y Geange, 2009). La posibilidad que tiene un individuo de una especie de utilizar un tipo de recurso depende del tamaño de su población y de las especializaciones morfológicas que le permitan prevalecer sobre el resto de las especies en la obtención del recurso (Acosta, 2002). Cuando los ambientes donde se desarrollan las especies son favorables hay un mayor rango de estrategias funcionales dentro de la comunidad, permitiendo que un mayor número de especies coexistan a través de la diferenciación de nichos, sin aumentar la superposición de nichos (Mason *et al.*, 2008).

Cuantificar el grado de superposición de especies en la utilización de recursos como alimentos, espacio y refugio se han convertido en un enfoque valioso en la estructura de la comunidad *op. cit.* Según Jasick y Marone (2007) cuando la demanda de recursos es baja en relación a la disponibilidad, los competidores pueden tolerar mayores superposiciones de nicho. Cuando hay muchos competidores ejerciendo gran demanda por los recursos disponibles, las poblaciones debieran reducir su superposición de nichos, ya sea cambiando de posición a lo largo del eje de recursos o reduciendo su amplitud de nicho. La partición de recursos en el espacio, en el tiempo y en los niveles tróficos puede reducir la superposición de nichos y de ese modo reduce la presión competitiva entre especies que coexisten (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015).

Las superposiciones ocurren parcialmente porque mientras algunos recursos son usados por ambas especies otros son utilizados por algunas de ellas (Navarro, 2003). Un primer caso de la utilización de recursos por los organismos es cuando una especie tiene todos los recursos del ambiente a su disposición porque no existe competencia. Otro es cuando una especie comparte el uso de los recursos del ambiente con otra especie. Donde ambas tienen diferentes requerimientos, por lo que no existe una superposición de nichos entre ellas. Pero cuando dos especies tienen iguales requerimientos de recursos, con igual amplitud, sí existe competencia y sus nichos se superponen (Navarro, 2003).

Ahora, cuando ambas especies tienen amplitudes de nicho muy diferentes y la especie A tiene una amplitud de nicho mucho mayor que la B, existe una superposición entre ambas y una fuerte presión competitiva de la especie A sobre la B. Por último, cuando el nicho de la especie A incluye completamente al de la especie B, la competencia puede tomar dos caminos diferentes: si la especie B es superior, continúa existiendo y la especie A deberá reducir el uso de recursos compartidos. Pero si la especie A es superior, excluye a la especie B y pasa a utilizar la totalidad de los recursos del gradiente ambiental (Navarro, 2003).

2.2. Teoría de coexistencia de especies

En los ecosistemas, al conjunto de organismos que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, que coinciden en espacio y tiempo, se les conoce como asociación de especies o ensamble de especies (Jasick y Marone, 2007). Hasta ahora los mecanismos de ensamblaje consideraban a las especies como las unidades de estudio que interactuaban entre sí, cuando se conoce que entre las especies existe mucha variación tanto fenotípica como genotípica.

En 1975 Diamond utilizó por primera vez el término "reglas de ensamblaje" para probar las diferencias entre las comunidades. Para ello considera que las interacciones competitivas entre las especies son el principal factor determinante de la estructura de las comunidades. Muchas especies se segregan aumentando la coexistencia a pesar de su similitud (Nuñez y Nuñez, 2006). La competencia entre especies puede dar como resultado una convergencia de rasgos, debido a la pérdida de especies con pobres habilidades competitivas (Barbosa *et al.*, 2009). De ahí la reducción, o incremento, de especies que coexisten en un lugar dado (Jasick y Marone, 2007).

2.2.1. Filtro de hábitat

Se le denomina filtro de hábitat al conjunto de condiciones ambientales que actúan como un filtro, donde se eliminan las especies que no resisten ese ambiente. De este modo, las especies que coexisten en la comunidad serán aquellas que sobrevivan al filtro y presenten características similares (Zobel, 1997; Cornwell *et al.*, 2006). Por lo tanto los filtros de hábitats determinan la combinación más adecuada de rasgos funcionales que permiten a un organismo sobrevivir en un sitio (Córdova-Tapia, 2016).

Cuando los factores ambientales que actúan como filtros de hábitat son los principales impulsores de la limitación de la riqueza de especies, entonces, las especies que coexisten son funcionalmente redundantes. Si los filtros de hábitats son los responsables de la estructura de la comunidad, se espera que las especies más abundantes tengan nichos similares. Cuando predomina el filtro de hábitat sobre la similitud límite (competencia) se espera un incremento menor de la diversidad funcional con respecto a la riqueza de especie (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015).

2.2.2. Competencia y similitud límite

Existe un límite del número de especies que pueden coexistir, a lo que se le denomina similitud límite (Barbosa *et al.*, 2009). El concepto de similitud límite es una consecuencia del principio de exclusión competitiva que sugiere que especies similares, tienen menos probabilidades de coexistir que especies con nichos diferentes (Cornwell *et al.*, 2006). Esto implica que dos especies competidoras deben estar separadas por una distancia mínima en un espacio de nicho unidimensional para poder coexistir (Olivera, 2014). Cuando las especies interfieren entre sí y una desarrolla una capacidad competitiva superior a la otra, a menos que estén en diferentes nichos, debe ocurrir una exclusión competitiva (Wilson, 1990). La exclusión competitiva conduce la coexistencia de especies con rasgos diferentes para evitar la competencia de nicho (Verdú, 2009). La teoría de la competencia también predice una menor cantidad de especies estrechamente emparentadas que coexisten, con respecto a especies lejanamente emparentadas (Olivera, 2014).

Cuando el filtro de hábitat es el proceso principal las especies coexistentes son fenotípicamente similares *op.cit.* Pero cuando la similitud es mayor se espera que la diversidad funcional aumente de manera proporcional a la riqueza de especie (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). En una comunidad donde se evidencia el proceso de similitud límite, las especies más abundantes tendrán poca superposición de nicho. Lo contrario sucede con el proceso de filtro de hábitat donde las especies más abundantes tendrán una mayor superposición de nicho. Esto sugiere que la complementariedad de nicho es el factor determinante para la estructura de la comunidad y que la competencia limita la abundancia de las especies con nichos funcionales similares *op.cit.*

2.2.3. Factores que determinan la estructura de las comunidades

La estructura de una comunidad es el resultado de muchos factores que interactúan, tanto abióticos como bióticos. Algunos de los factores importantes que influyen en la estructura de la comunidad son: los patrones climáticos de la ubicación de la comunidad donde las comunidades con la mayor riqueza de especies tienden a estar en áreas cercanas al ecuador, porque mantiene una alta productividad primaria debido a la gran cantidad de energía solar. Lo contrario sucede con las que se encuentran cerca de los polos. La heterogeneidad que presente el ambiente es importante porque determina que exista una mayor riqueza de especies debido a los distintos hábitats que son ocupados. La frecuencia de sucesos perjudiciales es determinante porque las comunidades con un nivel medio de perturbación

tienen una mayor diversidad de especies que las que tienen una alta o baja frecuencia en la ocurrencia de perturbaciones (Maragos, 2014).

La salinidad es una variable ambiental con gran efecto sobre la distribución de los peces de las lagunas porque varía la composición de las comunidades en relación al gradiente salino (Giberto, 2008). Otro factor como la transparencia juega un papel importante en las comunidades de peces. Esta variable influye en las relaciones tróficas, generando efectos indirectos al determinar la ictiofauna presente en el lugar. En lagunas con aguas claras hay abundante desarrollo de las macrófitas acuáticas y una alta abundancia relativa de peces piscívoros. Mientras las lagunas turbias tienen un abundante desarrollo del fitoplancton y presentan altas abundancias de peces planctívoros (Quirós *et al.*, 2002).

Los factores bióticos como la competencia por los recursos limitados, depredación o mutualismo determinan las especies que son excluidas o incluidas en la comunidad. Las especies que compiten intensamente entre ellas pueden ser incapaces de coexistir en la misma comunidad, o bien, una presa puede no persistir en una comunidad con un depredador altamente eficaz (Maragos, 2014). Las presiones de selección en una población pueden convertirse en presiones selectivas sobre la comunidad que depende de ella (Verdú, 2009).

2.3. Lagunas costeras

Las lagunas costeras son sistemas acuáticos someros, que se desarrollan en una interfaz entre ecosistemas costeros marinos y terrestres. Son cuerpos de agua aislados y poco profundos, usualmente orientados en posición paralela a la costa y se conectan al mar por una o más entradas restringidas. Estos sistemas acuáticos se originaron por la inundación de áreas costeras (Kjerfve, 1994) y ocupan el 13 % de estas a nivel mundial (Padilla *et al.*, 2016).

La vegetación circundante de las lagunas costeras está constituida fundamentalmente por manglares (Perigó *et al.*, 2009). En lagunas costeras y orillas de manglares los fondos fangosos son comunes (Alcolado *et al.*, 2007). Tanto los manglares como la ictiofauna asociada a estos están sujetos a la actividad antrópica derivada de la explotación de las zonas costeras (Claro y García-Arteaga, 1993).

Estos cuerpos lagunares pueden mostrar la circulación del agua de diferentes tipos y, además, pueden presentarse en la misma laguna de manera estacional. La circulación estuarina se presenta en áreas donde los aportes por precipitación pluvial y fluvial son superiores a la

evaporación. En esta situación, el agua de menor salinidad sale de la laguna hacia el mar por la superficie y el agua de mayor salinidad penetra a la laguna por el fondo. La circulación anti-estuarina es típica de regiones áridas, donde la evaporación es superior a los aportes pluviales y fluviales. En este caso las aguas de menor salinidad salen por el fondo hacia el mar y las aguas marinas entran por la superficie al sistema lagunar (Flores *et al.*, 2008). Por otra parte la escasa profundidad típica de las lagunas y la presencia de brisas marinas diarias inducen una eficiente mezcla de la columna de agua (Soria y Sahuquillo, 2009).

Entre las principales funciones de los sistemas lagunares se encuentran la protección del litoral, el mantenimiento de la calidad del agua, ser hábitats críticos para una gran diversidad de especies (Day, 1989; Vega-Cendejas y Hernández-de-Santillana, 2014b) y presentar altas tasas de producción primaria y secundaria (Torres-Orozco *et al.*, 2011). Son sitios de refugio importantes para diversas especies de peces, ya que la mayoría dependen de este hábitat para su ciclo de vida o alimentación. Las lagunas costeras protegen a los ecosistemas exteriores contra pulsos de excesos de nutrientes y de sedimentos suspendidos, al retenerlos (efecto amortiguador) (Claro y Parenti, 2001).

En los sistemas lagunares, la ictiofauna se caracteriza por presentar bajo endemismo en comparación con la ictiofauna de hábitats rocosos y coralinos, si bien la riqueza de especies es ligeramente mayor (Padilla-Serrato *et al.*, 2016). En general, las lagunas y los manglares asociados funcionan para muchas especies de peces como áreas de desove (Garrido *et al.*, 2011), de crianza al ofrecer comida (Murphy, 2005) y, además, disminuye el riesgo de depredación por la presencia de estructuras que sirven de refugio como escombros, hojas, raíces zancudas y propágulos. Con estos elementos, Chittaro *et al.* (2005) llegan a la conclusión de que los ecosistemas de manglar no solo son sitios importantes de crianza de peces juveniles de arrecifes coralinos, sino también son lugares donde los peces adultos buscan refugio y alimentos. A su vez, los peces tienen un efecto sobre la dinámica de los estuarios, debido a que en estos ecosistemas los peces transforman y transfieren energía dentro de ellos y a través de los ambientes circundantes (Zrate-Hernandez *et al.*, 2007).

Las lagunas costeras poco profundas son vulnerables a los procesos de eutrofización debido a la alta carga de nutrientes que generan o reciben. El amonio es la fuente principal de nitrógeno inorgánico y el elevado contenido de amonio en la laguna indica que está influenciado por el vertimiento de aguas residuales domésticas (Perigó *et al.*, 2009). En el caso de Cuba, en la laguna El Doctor, en La Habana, existe un marcado déficit de oxígeno disuelto en el agua *op.*

cit. como sucede también debido al proceso de eutrofización en Laguna Larga, Cayo Coco. Esta última es una laguna litoral de intercambio limitado cuya alimentación natural ocurre a través de un canal estrecho que la comunica con el mar por su sección este. La laguna está dividida en tres sectores principales, exterior (al Este, incluye el canal de comunicación con el mar), central (en el medio) e interior (al Oeste). El intercambio entre estos sectores se restringe a un canal estrecho, cubierto de mangle rojo (Olivera, 2014).

Se han realizado estudios previos en Laguna Larga con el fin de cuantificar su productividad primaria (Guimerais y González de Zayas, 2011), analizar los gradientes de eutrofización (González de Zayas *et al.*, 2013) y sus efectos sobre comunidades de fanerógamas marinas (Guimerais *et al.*, 2010) y moluscos marinos (Olivera, 2014). Igualmente se han investigado las variaciones espacial y temporal de las comunidades de peces y su relación con las características del medio en el canal de comunicación al mar (Salvat-Torres *et al.*, 2010; Salvat-Torres, 2011; Sotolongo, 2015) y sobre la variación espacio-temporal de la ictiofauna en la laguna (Lladó, 2016).

En dicha laguna el mangle rojo ocupa el margen interno llegando a colonizar determinadas partes del interior de la misma (principalmente al centro y este). La vegetación acuática es escasa en el canal de comunicación con parches de las fanerógamas *Halodule wrightii* Ascherson y *Ruppia maritima* Linnaeus, mientras que la *Thalassia testudinum* Banks ex König, solo se encuentra muy aisladamente. En la zona este el fondo está densamente cubierto por *H. wrightii*, alcanzando grandes dimensiones y en menor proporción *T. testudinum*, ambas fuertemente epifitadas por cianofitas y por *Batophora oerstedii* J. Agardh. Se encuentran además en esta zona otras especies de macroalgas como *Penicillus dumetosus* Lamarck. Es posible encontrar también en la zona de playa y arrecifes adyacente *T. testudinum* y *P. dumetosus*. En la sección interior predominan los parches de *B. oerstedii* (Guimerais y González de Zayas, 2011).

2.3.1. Asociaciones de peces en lagunas costeras

Un gran número de especies coexistentes que utilizan recursos comunes y que pueden relacionarse por su afinidad en la utilización de éstos, forman asociaciones o gremios como resultado de esta superposición trófica. Los peces, en contraste con la mayoría de otros grupos faunísticos, muestran diferentes hábitos alimenticios en relación con la ontogenia y la disponibilidad del alimentos, como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Guevara *et al.*, 2007). Estas asociaciones están altamente correlacionadas con las

características ambientales y la dinámica de los hábitats. Sugiriendo la existencia de patrones de migración, colonización de los hábitats costeros y numerosas interacciones entre los peces de la plataforma (Díaz-Ruiz *et al.*, 2007).

En las lagunas costeras, los cambios en las asociaciones de peces pueden ocurrir no solo por una reducción en la disponibilidad de alimentos, sino también por diferencias en las condiciones físico-químicas del medio a lo largo de un gradiente ambiental. Las relaciones tróficas de los peces en los estuarios se caracterizan por la flexibilidad de hábitos alimenticios, omnivoría, partición de recursos entre varias especies y cadenas tróficas basadas en el consumo de detrito y algas (Claro y Parenti, 2001).

La ictiofauna de las lagunas costeras en Cuba suele estar conformada por al menos cuatro grupos tróficos: herbívoros, detritívoros, bentófagos y piscívoros (Claro y Parenti, 2001). Las familias más comunes coinciden, en general, con las familias dominantes en los ecosistemas de manglar al ser este el hábitat predominante. Dentro de ellas podemos mencionar Mugilidae, Pomacentridae, Labridae, Lutjanidae, Scaridae, Haemulidae y Gerreidae, entre otros. Dentro de los rasgos característicos de las especies que habitan las lagunas, Claro y García-Arteaga (1994) reconocen el predominio de los estrategas *r*.

En las lagunas costeras las asociaciones de peces cambian estacionalmente con la entrada de nuevas especies en el sistema a lo largo del año (Amezcuca y Amezcuca-Linares, 2014). La mayoría de movimientos estacionales de peces como la dispersión de larvas, los cambios ontogenéticos de hábitat, las migraciones de desove y las migraciones por alimento, tienen lugar en una escala local entre hábitats adyacentes (Mustamaki *et al.*, 2015). Durante la temporada lluviosa las comunidades pueden incluir peces migratorios que pasan a formar parte de los recursos alimentarios (Galacatos *et al.*, 2004), dado que algunas especies de peces depredadores se alimentan más intensamente en esta época. No obstante, autores como Ayoola y Kuton (2009) han registrado valores de riqueza de especies más altos durante la temporada de seca.

Los peces utilizan la vegetación acuática sumergida como sitios de alimentación debido a la alta disponibilidad de presas (Allen *et al.*, 2006). La estructura y densidad de los pastos influyen en que constituyan áreas de crianza de muchas especies de peces (Acosta *et al.*, 2007). Tuckey y Dehaven (2006) mencionaron que el incremento de la biomasa de los pastos marinos trae como resultado una mayor abundancia y diversidad entre las agrupaciones de peces asociados a la vegetación.

Las lagunas costeras tienden a la eutrofización naturalmente, debido al intercambio restringido con el mar adyacente (Newton *et al.*, 2003). De manera general, se plantea que la eutrofización suele provocar el aumento en la concentración de microalgas. Dicho fenómeno incluye la disminución en la disponibilidad de luz, la desaparición del pasto marino y la disminución de la cantidad de oxígeno disuelto en el agua (Nixon y Fulweiler, 2009). Eventos de hipoxia, anoxia, la acidificación del agua y la alteración en la composición de los productores primarios tienen profundas implicaciones para la ictiofauna (Cloern, 2001). La acidificación de las aguas puede afectar a algunos peces, particularmente durante los estadios iniciales de su ciclo de vida. Ante eventos de hipoxia, los peces demersales comienzan a migrar *op. cit.* y en presencia de anoxia los abandonan el lugar (Mouillot *et al.*, 2005).

Se debe enfatizar el carácter dinámico que presentan las asociaciones de peces. El hecho de que, en un momento dado, no sólo respondan a los gradientes ambientales, sino también a factores reproductivos (migraciones o concentraciones para el desove) o tróficos, determina la coincidencia de los peces en un sitio (Manjarrés *et al.*, 2001).

3. Materiales y Métodos

Área de estudio

Laguna Larga se localiza en la costa norte y central de Cayo Coco, en el archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba (22° 33' 01" y 22° 32' 06" N - 78° 21' 18" y 78° 22' 47" W). Tiene una longitud de 2912 m y un ancho promedio de 79 m (González de Zayas, 2012). Es una laguna litoral de intercambio limitado (Kjerfve, 1986), cuya alimentación natural ocurre a través de un canal estrecho (6-15 m de ancho), que la comunica con el mar por su sección exterior (Este). Esta laguna se encuentra subdividida en tres sectores que se conectan entre sí por estrechos canales. La parte exterior posee un canal de mareas que permite el intercambio directo con el mar adyacente; mientras que la conexión con los sectores más occidentales, central e interior (Oeste), es mucho más limitada (Guimaraes y González de Zayas, 2011).

Laguna Larga tiene sobre sus aguas y alrededores instalaciones hoteleras que han influido en el intercambio limitado de agua entre sus sectores. Las acciones vinculadas al turismo han provocado que el 25 % de la laguna se rellenara, la mayor parte del área restante esté cubierta de mangle rojo. El mangle ha colonizado casi todo el margen interior y gran parte de los sectores, fundamentalmente las secciones exterior y central *op.cit.*

La zona Este presenta salinidades ligeramente superiores a las oceánicas, debido al buen intercambio que presenta con el mar. Mientras que la zona Oeste al tener un intercambio insuficiente, posee salinidades variables, dependiendo directamente de los aportes de agua dulce por las precipitaciones y de los vertimientos de las instalaciones hoteleras. Ambas zonas se caracterizan por poseer un fondo con sedimentos fangosos y arena. La interrupción casi total del flujo e intercambio entre ambas partes, han establecido condiciones hidrodinámicas que permiten analizar cada porción por separado como ecosistemas lagunares diferentes (Hernández- Roque, 2007) (Fig. 1).

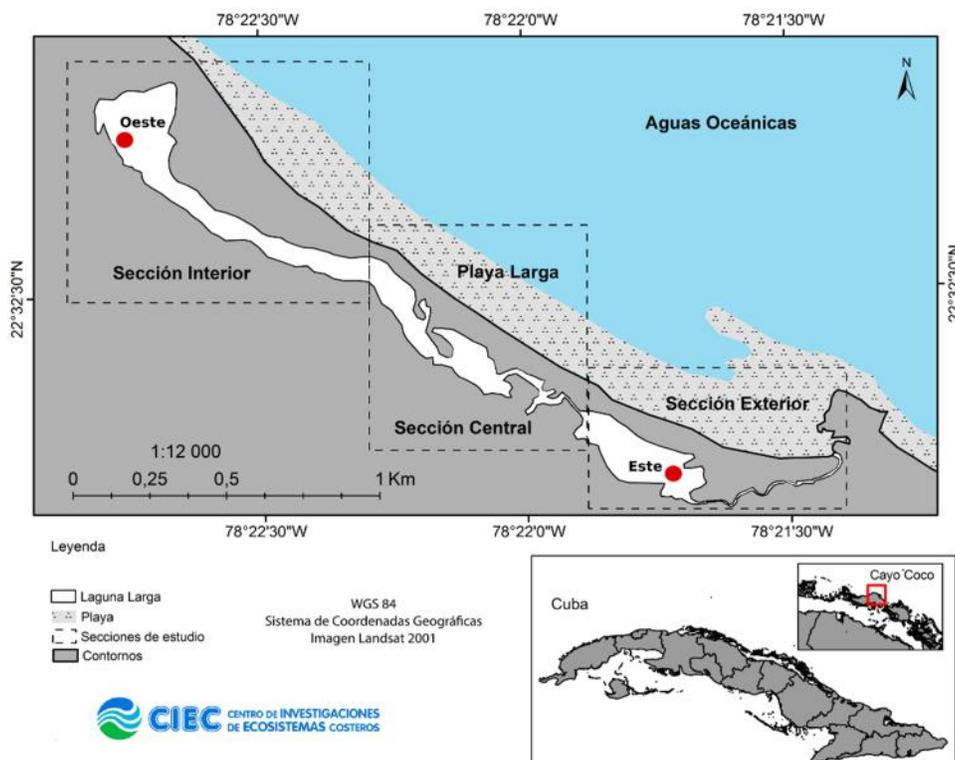


Figura 1. Área de estudio, secciones y sitios de muestreo (puntos rojos) en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

Métodos de muestreo

Obtención de datos

El estudio se realizó en las secciones Este y Oeste de la laguna que presentan una profundidad aproximada de 1,50 m. Estas zonas presentan diferencias en cuanto a las condiciones hidrológicas y fisicoquímicas, la sección interior (Oeste) tiene condiciones eutróficas, mientras que la sección exterior (Este) tiene condiciones mesotróficas (González de Zayas *et al.*, 2013).

Los muestreos se realizaron una vez al mes en ambas secciones, desde el 2015 hasta el 2017 entre las 12:00 y 15:00 horas del día. La tesis muestra los resultados generales de todo el período de estudio desde 2015 y adicionalmente se centra en la superposición de nichos, estudiada solo desde 2016–2017. Se usaron los datos generales para la abundancia, riqueza de especie y diversidad. Los demás análisis como valores de biomasa, tolerancia a la salinidad, tipo de alimentación, superposición, coeficiente de heterogeneidad, y similitudes interespecíficas se hicieron a partir de los datos desde el 2016–2017.

Para colectar los peces se utilizó el chinchorro playero con una longitud de 30 m, un calado de 1,70 m y una luz de malla de 25 mm. Se colocó una cuerda de 30 m de longitud en cada lado del chinchorro, de las que se tiró hacia el punto intermedio entre ellas, cubriendo un área de 450 m². Los peces capturados fueron almacenados en bolsas de polietileno para su posterior procesamiento e identificación según los criterios de Guitart (1977).

3.1. Rasgos funcionales (ejes del nicho)

Los rasgos funcionales para describir el nicho ecológico de las especies se determinaron a partir de medidas morfométricas tomadas en cada individuo. Los rasgos funcionales son atributos o características que influyen en el desempeño de un organismo (Mouillot *et al.*, 2013). Estos rasgos son medibles a nivel individual y pueden usarse comparativamente entre especies (McGill *et al.*, 2006).

Se tomó una muestra de todos los datos de ese período y con esta se hicieron los análisis correspondientes de la investigación. Para el análisis morfométrico se fotografiaron los peces con una cámara digital Canon (16 megapíxeles). Se ubicaron 15 marcas (*landmarks*) o puntos claves en cada individuo con el programa especializado tpsDig 32 (Fig. 2) y se hicieron las mediciones morfométricas correspondientes (Fig. 3). Con estas medidas morfométricas se midieron los rasgos funcionales (Tabla 1).

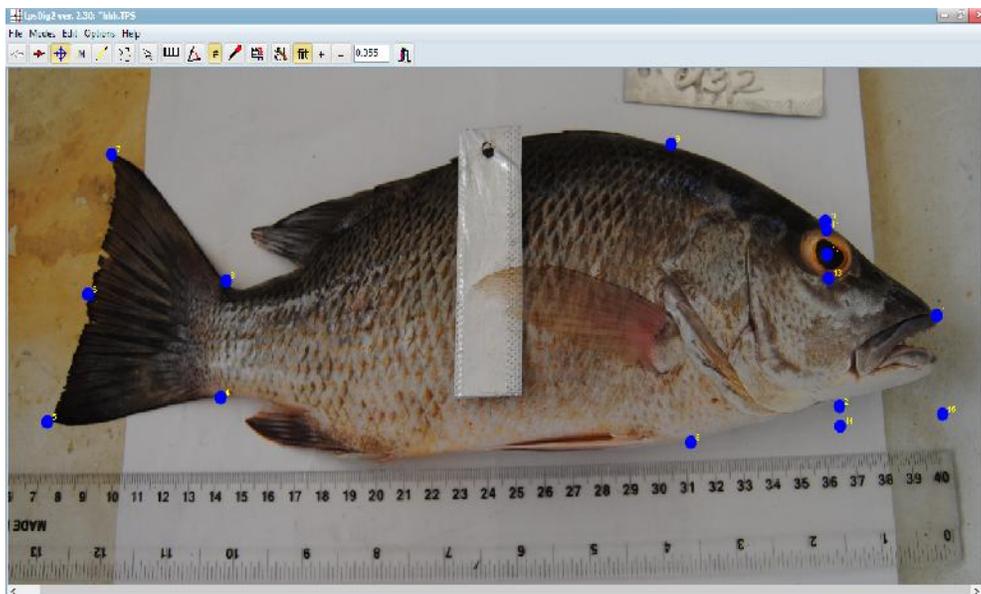


Figura 2. Ubicación de los puntos clave en el programa tpsDig 32.

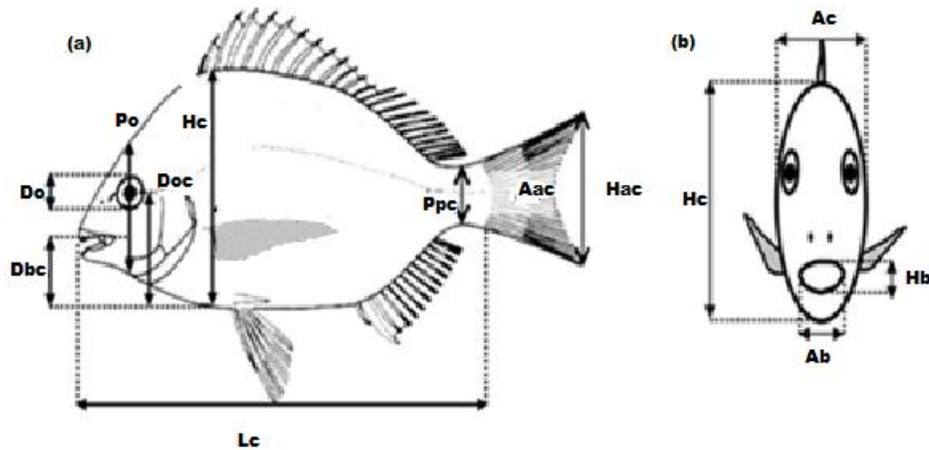


Figura 3. Rasgos morfométricos medidos en fotografías digitales. (a) Lc largo del cuerpo, Dbc distancia vertical desde la parte superior de la boca hasta la parte inferior del cuerpo, Doc distancia vertical entre el centro del ojo a la parte inferior del cuerpo, Do diámetro vertical del ojo, Po profundidad vertical de la cabeza, Hac altura de la aleta caudal, Ppc profundidad del pedúnculo caudal. (b) Medidas con pie de rey en cada individuo: Ac ancho del cuerpo, Hc altura del cuerpo, Hb altura del de la boca, Ab ancho de la boca.

Tabla 1. Rasgos funcionales medidos en peces y su significado ecológico.

Rasgo funcional	Ecuación	Significado ecológico
Elongación del cuerpo	Hc/Lc	Hidrodinamismo
Forma transversal del cuerpo	Hc/Ac	Hidrodinamismo
Tamaño del ojo	Do/Po	Detección de presa
Posición del ojo	$Dvoc/Hc$	Detección de presa
Altura de la boca	$Ab \times Hb/Ac \times Hc$	Captura de la presa
Posición de la boca	Dbc/Hc	Captura de la presa
Tamaño de la boca	Hb/Ab	Captura de la presa
Aleta caudal	Hac/Ppc	Propulsión
Tolerancia a la salinidad		Eurihalino o estenohalino
Tipo de alimentación		Piscívoro, piscívoro-bentófago, bentófago, omnívoro y herbívoro

Análisis de datos

3.2. Medidas de biodiversidad y superposición de nichos

Se examinaron índices de diversidad como heterogeneidad de Shannon (H' , basado en el logaritmo natural), riqueza de especies y los valores de abundancia por especies. Se analizó la superposición de nichos entre las especies para valorar si la competencia prevalece como un factor determinante en la estructura de la comunidad sometida a un filtro ambiental. Para este análisis se utilizó el enfoque analítico de Geange *et al.* (2011). El análisis unificado de superposición del nicho de Geange *et al.* (2011) toma en cuenta múltiples ejes del nicho, cada uno caracterizado por diferentes tipos de datos, por ejemplo categóricos, continuos, binarios, entre otros, y calcula, de manera unificada, la superposición promedio entre nichos. Primero se calculó la superposición de nichos en cada dimensión o eje y luego se realizó el cálculo de un índice unificado de superposición promediando los valores de los ejes. Para ello se usaron los rasgos funcionales descritos anteriormente como ejes del nicho multidimensional. Finalmente, para determinar si la comunidad tiende a un espaciamiento equitativo (efecto esperado bajo la influencia de la competencia) o a un agrupamiento (efecto del filtro ambiental) se calculó el coeficiente de heterogeneidad (H') en los valores de superposición. Un valor de heterogeneidad cercano a 0 indica un espaciamiento equitativo y un valor cercano a 1 indica agrupamiento.

Una vez calculado el índice, se evalúa si los modelos de los datos están agrupados (H' cercano a 1) o espaciados equitativamente (H' cercano a 0), mediante la construcción de modelos nulos con los pseudovalores estadísticos calculados en cada aleatorización de las matrices. Para el modelo se asumió la hipótesis nula de que las variables medidas no determinan la diferenciación de nichos. Para ello, el modelo nulo se generó a partir de 9999 aleatorizaciones de las etiquetas de las especies.

3.3. Similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces

A partir de los valores de superposición de nicho entre los pares de especies $NO_{i,j}$ se calculó una matriz de distancia de modo que $d_{i,j} = 1 - NO_{i,j}$ donde $d_{i,j}$ es la distancia entre las especies i y j . A partir de esta matriz se creó una representación gráfica de un escalado multidimensional no métrico (nmMDS por sus siglas en inglés) de las relaciones entre los nichos de las especies de peces en la laguna.

Todos los análisis se realizaron en el software R versión 3.3.3 (R-Core-Team, 2017) con un programa creado por Geange *et al.* (2011) y el paquete vegan (Oksanen *et al.*, 2013).

4. Resultados

4.1. Diversidad biológica

En Laguna Larga se capturaron un total de 1261 peces pertenecientes a 34 especies y 18 familias. En general, la riqueza de especies fue superior en el sitio Oeste (25 especies) que en el Este (21 especies). Las familias con mayor dominancia fueron Gerreidae, Gobiidae y Scaridae (Tabla II). De acuerdo con el índice de heterogeneidad (H') el sitio Este es el más diverso, aunque fue el que menor número de individuos presentó (Tabla III).

Las especies con mayores abundancias fueron *Eugerres brasiliensis* (Cuvier, 1830), *Bathygobius soporator* (Valenciennes, 1837) y *Scarus taeniopterus* Lesson, 1829. Con las mayores tallas sobresalieron las especies *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792) (39,5 cm) en el sitio Oeste y *Sphyraena barracuda* (Edwards, 1771) (45,46 cm) en el Este. Mientras que las de menores tallas fueron *B. soporator* (1 cm) en el sitio Oeste y *E. brasiliensis* (1,5 cm) en el Este.

Tabla II. Especies y abundancia de peces por sitio de muestreo en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

Familia	Especie	Sitios	
		Este	Oeste
Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i>	1	40
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i>	23	4
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i>	2	3
Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i>	18	40
Carangidae	<i>Caranx latus</i>	-	8
Carangidae	<i>Trachinotus falcatus</i>	-	1
Carangidae	<i>Selene vomer</i>	-	1
Elopidae	<i>Elops saurus</i>	-	8
Labridae	<i>Lachnolaimus maximus</i>	8	-
Scaridae	<i>Scarus taeniopterus</i>	93	1
Scaridae	<i>Sparisoma rubripinne</i>	11	-

Scaridae	<i>Sparisoma atomarium</i>	5	-
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides testudineus</i>	10	-
Haemulidae	<i>Haemulon plumieri</i>	10	-
Clupeidae	<i>Opisthonema oglinum</i>	-	6
Gobiidae	<i>Bathygobius soporator</i>	5	341
Batrachoididae	<i>Opsanus beta</i>	-	1
Monacanthidae	<i>Stephanolepis setifer</i>	1	-
Monacanthidae	<i>Stephanolepis hispidius</i>	1	-
Megalopidae	<i>Megalops atlanticus</i>	-	2
Gerreidae	<i>Gerres cinereus</i>	13	65
Gerreidae	<i>Eugerres brasilianus</i>	6	318
Gerreidae	<i>Eucinostomus havana</i>	67	63
Gerreidae	<i>Eucinostomus gula</i>	10	2
Gerreidae	<i>Eucinostomus jonesi</i>	4	1
Gerreidae	<i>Eucinostomus lefroyi</i>	-	24
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon sp</i>	-	1
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon variegatus</i>	-	10
Haemulidae	<i>Haemulon sciurus</i>	23	-
Labridae	<i>Halichoeres bivittatus</i>	-	1
Labrisomidae	<i>Labrisomus gobio</i>	-	2
Monacanthidae	<i>Monacanthus ciliatus</i>	2	-
Batrachoididae	<i>Opsanus phobetron</i>	1	3
Achiridae	<i>Trinectes inscriptus</i>		
Total		314	947

Tabla III. Índices de diversidad de peces en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. N = número de individuos, H' total = heterogeneidad de Shannon.

	Especies	Familias	N	H'
Este	21	11	314	2,31
Oeste	25	15	947	1,77

En relación con la dieta hay un predominio de individuos bentófagos (70,3 %) en la laguna y en menor grado herbívoros (16,4 %), piscívoro-bentófagos (8,6 %) y piscívoros (4,7 %). Tanto en el sitio Este como en el Oeste la mayor abundancia fue de individuos bentófagos, donde representaron el 18,3% y el 52 %, respectivamente. Los valores más altos de individuos herbívoros y piscívoros se encontraron en el Este (16 y 3,9 %, respectivamente), mientras que en el Oeste hubo una proporción menor (0,4 y 0,7 %, respectivamente). En cuanto a individuos piscívoro-bentófagos el sitio Oeste presentó 7 %, valor superior con respecto al Este (1,5 %) (Fig. 4).

En Laguna Larga, el 80 % de las especies son eurihalinas y el 20 % estenohalinas. En ambos sitios de muestreo los individuos eurihalinos fueron los de mayor representación, siete especies en el Este y ocho en el Oeste. En cuanto a las especies estenohalinas, el sitio Oeste presentó un valor bajo con una sola especie, mientras el Este tuvo seis especies. De manera general, los valores de biomasa de los peces en la laguna mostraron una baja dispersión. Las especies *Lutjanus griseus* (Linnaeus, 1758) y *S. barracuda* fueron las de mayor biomasa ($135,88 \pm 147$ g) ($218,68 \pm 204$ g), mientras que *B. saporator* presentó el valor más bajo ($1,82 \pm 0,6$ g) (Tabla IV).

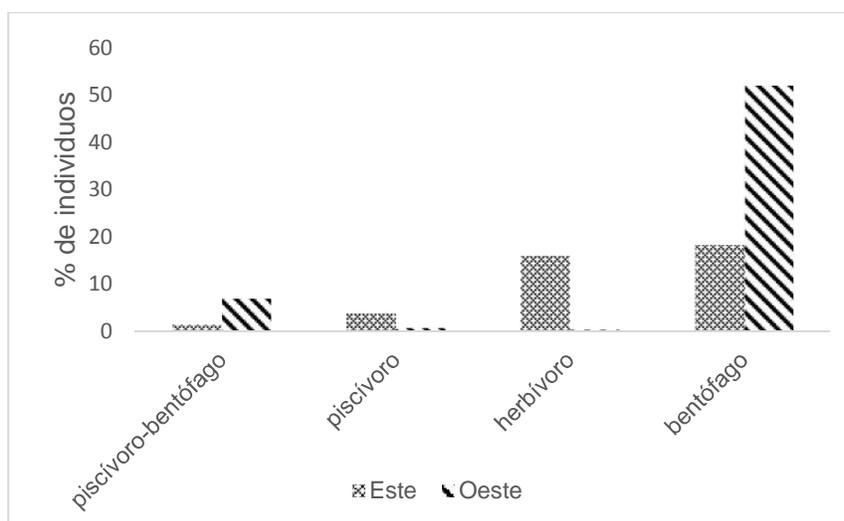


Figura 4. Tipo de alimentación por sitio de muestreo en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

Tabla IV. Variable de salinidad, dieta y biomasa de las especies en Laguna Larga, Cayo Coco. SD = desviación estándar.

Especies	Salinidad	Dieta	Biomasa (SD)
<i>Bathygobius soporator</i>	eurihalino	bentófago	1,82 (0,6)
<i>Caranx latus</i>	eurihalino	piscívoro	4,41 (1,7)
<i>Centropomus undecimalis</i>	eurihalino	piscívoro-bentófago	81,59 (68,2)
<i>Eucinostomus gula</i>	eurihalino	bentófago	13,69 (5,1)
<i>Eucinostomus havana</i>	eurihalino	bentófago	13,41 (5,2)
<i>Eugerres brasiliensis</i>	eurihalino	bentófago	72,72 (151)
<i>Gerres cinereus</i>	eurihalino	bentófago	6,72 (6,5)
<i>Haemulon plumieri</i>	estenohalino	bentófago	18,68 (5,7)
<i>Lachnolaimus maximus</i>	estenohalino	bentófago	24,24 (2,7)
<i>Lutjanus griseus</i>	eurihalino	piscívoro-bentófago	135,88 (147)
<i>Opisthonema oglinum</i>	eurihalino	bentófago	20,44 (6,7)
<i>Scarus taeniopterus</i>	estenohalino	herbívoro	6,14 (4,2)
<i>Sparisoma atomarium</i>	estenohalino	herbívoro	15,64 (17,1)
<i>Sparisoma rubripinne</i>	estenohalino	herbívoro	54,16 (43)
<i>Sphoeroides testudineus</i>	estenohalino	bentófago	26,22 (16,3)
<i>Sphyraena barracuda</i>	eurihalino	piscívoro	218,68 (204)

4.2. Superposición de nichos

Los rasgos que se midieron en las especies describen caracteres generales como: forma del cuerpo, posición de la boca, capacidad de detección de las presas, tipo de alimentación y movilidad. En Laguna Larga rasgos como la dieta, altura de la boca, posición de la boca y la tolerancia a la salinidad mostraron los valores más altos de superposición. Mientras que la

elongación del cuerpo y la altura del cuerpo evidenciaron los valores más bajos (Tabla V, Fig. 5).

El análisis de superposición de nichos mostró un agrupamiento de las especies en la dieta y la tolerancia a la salinidad. Los rasgos relacionados con forma del cuerpo, posición de la boca, capacidad de detección de las presas y movilidad mostraron un ligero espaciamiento equitativo. En general, en la laguna se observó una tendencia hacia el espaciamiento equitativo de la distribución de las especies de peces ($\alpha = 0,404$), aunque esta no fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$) (Tabla V).

Tabla V. Superposición promedio de nichos, coeficiente de heterogeneidad y valor de p de 11 rasgos funcionales medidos entre las especies de peces de Laguna Larga, Cayo Coco.

Rasgo funcional	Superposición	Heterogeneidad	Valor de p
masa	0,256	0,274	0,114
elongación del cuerpo	0,139	0,287	0,080
tamaño del ojo	0,285	0,270	0,163
posición del ojo	0,294	0,300	0,112
posición boca	0,387	0,249	0,347
área de la aleta caudal	0,355	0,256	0,188
altura cuerpo	0,113	0,316	0,171
altura de la boca	0,420	0,224	0,447
tamaño de la boca	0,257	0,265	0,168
dieta	0,341	1	<0,001
salinidad	0,5	1	<0,001
Total	0,304	0,404	0,9999

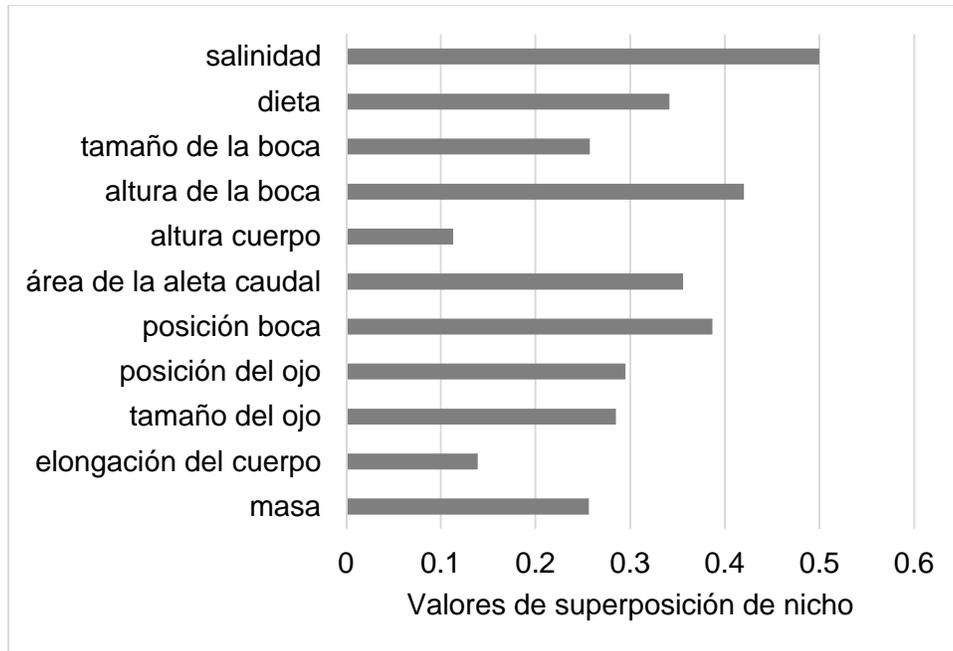


Figura 5. Valores de superposición de nichos en relación con rasgos funcionales medidos en peces de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

4.3. Similitudes interespecíficas

De las 16 especies de peces, se evidenciaron cuatro grupos principales en los que hubo mayor similitud (Fig. 6). Entre *Sparisoma rubripinne* (Valenciennes, 1840), *S. taeniopterus* y *Sparisoma atomarium* (Poey, 1861) de la familia Scaridae. Las especies que presentaron similitud del segundo grupo fueron *L. griseus*, *C. undecimalis* y *S. barracuda* que pertenecen a Lutjanidae, Centropomidae, Sphyraenidae. Entre las especies *Eucinostomus gula* (Quoy & Gaimard, 1824), *Eucinostomus havana* (Nichols, 1912), *E. brasilianus* y *Gerres cinereus* (Walbaum, 1792) pertenecientes a la familia Gerreidae. Y en menor medida hubo similitud entre *Haemulon plumieri* (Lacepède, 1801) y *Lachnolaimus maximus* (Walbaum, 1792) de las familias Haemulidae y Labridae. La especie que mostró mayor disimilitud fue *Sphoeroides testudineus* (Linnaeus, 1758), de la familia Tetraodontidae.

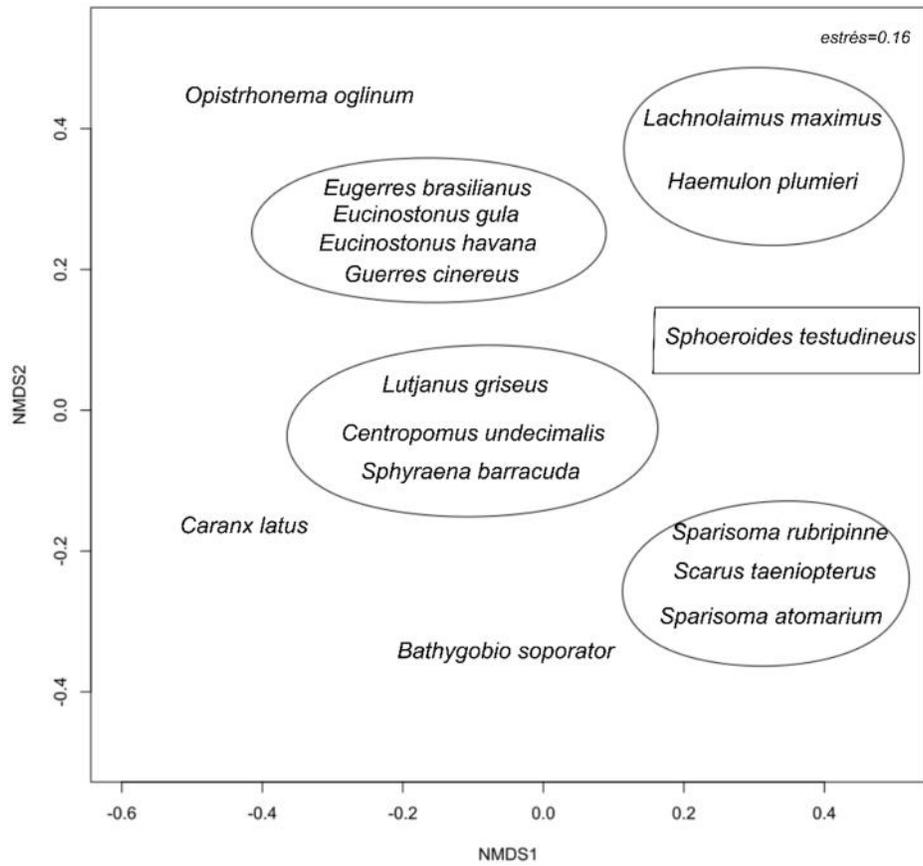


Figura 6. Diagrama de escalado multidimensional no métrico que representa las similitudes interespecíficas basada en la diversidad funcional de las asociaciones de peces en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

5. Discusión

5.1. Composición de la ictiofauna

Los peces registrados en este estudio han sido descritos en trabajos anteriores de Claro *et al.* (2001) y Pittman *et al.* (2007) como la ictiofauna característica de ambientes lagunares cubanos. En Laguna Larga, la riqueza de especies del sitio Oeste es superior con respecto al Este, mostrando un resultado similar al de un estudio hecho en las lagunas costeras de isla Margarita, Venezuela (Ramírez-Villarroel, 1993). En dicho estudio se evidenció que en el interior de las lagunas había mayor riqueza de especies que en las zonas cercanas al canal de comunicación con el mar. En las zonas estuarinas prevalecen como las familias más dominantes Gerridae y Scaridae, las cuales han sido reconocidas por los autores Claro (2006), Gaspar (2008) y Torres-Orozco *et al.* (2011). Otra familia bien representada en cuanto al número de especies es Gobiidae, reportada como dominante en estudios de Salvat-Torres *et al.* (2014) y Machado *et al.* (2015b).

Las lagunas costeras son importantes por la diversidad que albergan y por sus características físicas y ambientales particulares. Los organismos que las habitan son considerados como resistentes a la variabilidad de las condiciones del entorno (Amezcuca y Amezcuca-Linares, 2014). En Laguna Larga, los valores de heterogeneidad mostraron mayor diversidad en el Este, probablemente porque esta zona tiene más comunicación con el mar y, por tanto, está más cerca de la franja de arrecife de coral, resultados igualmente encontrados en Teacapán–Agua Brava, México (Álvarez–Rubio *et al.*, 1990). Autores como Verweij *et al.* (2006) señalan que una menor distancia entre el arrecife y las lagunas costeras favorece la diversidad de especies.

Resultados similares presentaron Horn y Allen (1976) en bahías y estuarios, donde encontraron que la diversidad disminuye en lugares que tienen menor salinidad. Lo mismo sucede con el sitio Oeste, que, al tener un intercambio insuficiente con el mar, presenta una salinidad variable dependiendo directamente de los aportes de agua dulce por las precipitaciones y de los vertimientos de las instalaciones hoteleras, de ahí que esta zona sea la que menor diversidad presentó.

En la investigación realizada por Arceo-Carranza *et al.* (2010) se registró la mayor abundancia íctica en la zona interna de la laguna, de manera similar sucede en Laguna Larga. Entre los dos sitios de muestreos, el Oeste presentó una mayor abundancia de peces, resultado que coincide con un estudio que se hizo en una laguna costera de Baja California Sur, México, donde la sección más aislada tenía además la mayor cantidad de materia orgánica acumulada (Rodríguez-Romero *et al.*, 2011). Existe una fuerte correlación entre la producción primaria y la producción secundaria del bentos marino y los peces (Rodríguez-Romero *et al.*, 2011). Este argumento, podría explicar la alta abundancia de peces en el Oeste, donde la alta concentración de nutrientes soporta una alta productividad primaria y, por ende, una alta productividad secundaria, creando de esta forma altos niveles tróficos (Bishop *et al.*, 2006).

La abundancia íctica asociada a estos ambientes lagunares está condicionada por la disponibilidad de alimentos, el grado de protección y las fluctuaciones ambientales producidas por cambios climáticos e hidrológicos (Day *et al.*, 1989). Los peces de la familia Gerreidae tienen una amplia distribución en estuarios y lagunas costeras de regiones tropicales y subtropicales del mundo (Valdez-Zenil *et al.*, 2015). En el caso de la especie *E. brasiliensis*, tuvo una de las mayores abundancias debido a que puede tolerar condiciones de baja salinidad y, además, está adaptada al consumo de pequeños invertebrados los cuales abundan al Oeste de la laguna. Vega-Cendejas y Hernández-de-Santillana (2014) concuerdan con los resultados de este estudio donde se observó que *S. taeniopterus* es una especie abundante. Mientras que la mayor abundancia de *B. saporator* coincide con lo reportado en Caleta Potter, Península Antártica, y en el Parque Nacional Jericoacoara, Brasil, donde registraron a la especie entre las tres más abundantes (Moreira- Osório *et al.*, 2011; Machado *et al.*, 2015a). Esta especie vive y se reproduce dentro del estuario y suele permanecer dentro de un intervalo variable de salinidades intermedias (Torres-Orozco *et al.*, 2011).

El análisis de las tallas, combinado con los estimados de tallas obtenidos de FishBase, permitió definir cuáles especies se presentan principalmente como juveniles en la laguna. Como ha sido descrito por Claro y Parenti (2001), *S. barracuda* es una especie frecuente, pero no abundante, en lagunas costeras, con bajo número de individuos debido a sus hábitos solitarios y su gran movilidad. En el presente estudio, los individuos de esta especie, aunque son los de mayor tamaño (45,46 cm), son juveniles, porque los adultos llegan a medir hasta dos metros. El predominio de peces de tallas pequeñas o juveniles de especies medianas evidencia que esta laguna juega un papel importante como área de crianza, al ofrecer comida y refugio para los estadios juveniles (Nagelkerken *et al.* (2000).

La distribución de la ictiofauna en los sistemas lagunares está determinada por las respuestas físico-biológicas de los individuos a su ambiente (Barletta *et al.*, 2005; Arceo-Carranza *et al.*, 2010). Las variables ambientales de los sistemas estuarinos influyen de distinta manera en las especies. En Laguna Larga, la ictiofauna dominante fue de especies eurihalinas y en menor proporción estenohalinas porque la salinidad es la variable que más afecta la composición ictica. Ello coincide con Maci y Basset (2009) y lo encontrado por Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara (2015) en la laguna de Celestún, México.

Es esencial conocer los requerimientos alimenticios de las especies, los patrones de partición de recursos, la relación depredador-presa, y el papel que juega la competencia en los procesos de diferenciación de nicho para determina la coexistencia de las especies. Sin esta información, no es posible describir cómo las comunidades de peces estuarinos funcionan.

5.2. Superposición de nichos

Rasgos funcionales como altura de la boca, posición de la boca, dieta y la tolerancia a la salinidad, mostraron los valores más altos de superposición de nichos entre las especies. Estas observaciones pueden deberse a que los factores ambientales actúan como fuertes gradientes físico-químicos, limitando la presencia de los peces a un reducido grupo de especies. Sobre este aspecto, es necesario aclarar que un alto grado de superposición no siempre indica competencia. Si los recursos para las especies no son limitados, aunque haya una superposición total en su uso, no implica competencia (Giberto, 2008). Este elemento es importante que se tenga en cuenta en los estuarios, los cuales ofrecen una alta disponibilidad de alimentos para las especies de peces. Además, la competencia interespecífica no necesariamente conlleva a una exclusión competitiva ya que puede modular los tamaños poblacionales de las especies que componen la comunidad (Olivera, 2014) sin llegar a la exclusión de la especie.

A pesar de que se encontraron similitudes en la dieta de las especies, los recursos pueden ser explotados en diferentes proporciones y momentos del día. Estas diferencias podrían estar relacionadas con características anatómicas como la talla y los estadios de desarrollo (Giberto, 2008) que influyen en el desempeño de estas especies durante la captura de las presas. La alimentación es una de las dimensiones principales del nicho (Schoener, 1974) que permite evaluar el grado de utilización de los recursos tróficos que las especies comparten, al coexistir en un mismo hábitat. El agrupamiento en el modo de alimentación indica una redundancia

funcional en este rasgo, debido probablemente a que las especies tienen requerimientos alimenticios parecidos y a que la mayor abundancia es de especies bentófagas. Tal modelo en el nicho trófico ha sido observado también por Giberto (2008) en el estuario del Río de la Plata, Argentina.

Las lagunas costeras se caracterizan por tener fuertes gradientes de salinidad y materia orgánica, que pueden actuar como filtro en la colonización de las especies (Garrido *et al.*, 2011). Las condiciones ambientales actúan como filtros ambientales para la comunidad de peces, donde la mayoría de las especies abundantes tienen nichos similares. Estos gradientes al actuar como un filtro ambiental, reducen el número de especies hacia el interior de la laguna. En estos ambientes, los organismos encuentran condiciones físicas y químicas compatibles con su fisiología, además de abundante suministro de alimento y cierto grado de protección ante sus depredadores. Por tanto, el nivel de eutrofización en Laguna Larga debe influir en gran medida en la distribución de las especies.

En general el presente estudio, sugiere que las especies tienden a un espaciamiento equitativo, contrario a lo documentado por Moreira (2015). A escalas locales la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte para la coexistencia de especies similares (Olivera, 2014).

La coexistencia de las especies con ecología similar puede darse debido a la partición de recursos, lo cual es una respuesta adaptativa a la competencia interespecífica, igualmente documentado por Brännäs (2008). Los caracteres que mejor caracterizaron el espaciamiento de las especies, fueron los relacionados con la movilidad, capacidad de detección de las presas, captura de las presas y las relacionadas con forma del cuerpo, aspectos que concuerdan con lo observado por Giberto (2008).

5.3. Similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces

Con relación a las similitudes entre las especies analizadas, se evidenciaron cuatro grupos principales. Los peces de la familia Gerreidae que exhiben una alta similitud en etapas tempranas de su desarrollo y son muy parecidos en la morfología de la boca. Estos peces conocidos comúnmente como mojarras, tienen una boca muy protusible que les permite alimentarse principalmente de invertebrados bentónicos (gastrópodos, poliquetos, cirrípedos, anfípodos, bivalvos) (Chávez-Comparán y Hammann, 1989). Esta familia usa estímulos visuales para detectar y capturar sus presas sobre o por debajo del fondo, de ahí que el

diámetro de su ojo sea grande en proporción a su cuerpo. En cuanto a las tres especies reportadas de la familia Scaridae, éstas son herbívoras, y muestran iguales preferencias alimenticias por las macroalgas (Anticamara *et al.*, 2010). Este alimento es fundamental para esta familia y se encuentra en la sección externa de la laguna.

No todas las especies fueron agrupadas funcionalmente con especies taxonómicas relacionadas. Éste es el caso de las especies *L. griseus*, *C. undecimalis*, *S. barracuda*, peces de gran movilidad, que presentaron similitud en sus dietas. Estas son especies carnívoras que se alimentan de invertebrados bentónicos. Además, como son depredadores oportunistas (Flores-Ortega *et al.*, 2015) también se alimentan de peces juveniles asociados a los estuarios y a la zona bentónica costera. Estos rasgos pudieran ser los que hacen coincidir sus abundancias y su agrupamiento en el espacio funcional de la laguna.

La amplitud del nicho trófico en muchas ocasiones disminuye a medida que los peces aumentan de talla, porque los organismos tienden a ser más generalistas cuando son pequeños, adquiriendo una estrategia más especializada cuando alcanzan tallas mayores (Pineda-Peralta *et al.*, 2016). Tal es el caso de *Haemulon plumieri* (Lacepède, 1801), por ejemplo, que cambia el hábito alimentario de planctófago a bentófago y ocurre paulatinamente en tallas intermedias entre juvenil y adulto (Verweij *et al.*, 2006). Tanto *H. plumieri* (en su etapa pre-adulto) como *Lachnolaimus maximus* (Walbaum, 1792) son organismos bentófagos, capaces de vivir en un estrecho rango de concentración de sales, razón por la cual presentan similitudes y se encuentran ambos en la sección Este de Laguna Larga.

En un reporte de Ayala-Pérez *et al.* (2014) se evidenció que *S. testudineus* fue la especie que mayor disimilitud presentó, resultado que concuerda con el presente estudio en Laguna Larga. Comúnmente, esta especie se encuentra en bahías y aguas costeras protegidas. Se asocia con abundante vegetación de *Thalassia testudinum* Banks & Sol. ex K. D. Koenig y a una alta transparencia del agua. Es capaz de vivir en un estrecho rango de concentración de sales, especialmente en aguas salobres. Es un depredador específico, cuyas principales presas corresponden a bivalvos y gasterópodos (Chi-Espínola y Vega-Cendejas, 2013; Vega-Cendejas y Hernández-de-Santillana, 2014a), las cuales fueron registradas en la parte exterior de la laguna por (Olivera, 2014). Por tanto, se evidencia una tendencia a la separación del resto de los individuos.

Los peces reparten el recurso trófico alimentándose de presas diferentes o aprovechando el mismo recurso en diferentes etapas de su ciclo de vida. Asimismo, organismos diferentes

tienden bajo presiones ambientales equivalentes, a desarrollar características semejantes que les permiten explotar recursos similares. En general, las especies de peces en Laguna Larga tienden a afinidades taxonómicas o ecológicas. La afinidad de muchas es entre especies de una misma familia, o entre especies que tienen requerimientos ecológicos similares.

6. Conclusiones

1. En Laguna Larga predominaron los peces bentófagos y eurihalinos, y se observó un aumento de la diversidad de especies hacia el canal de comunicación, aunque las mayores abundancias de peces se registraron hacia el interior de la laguna.
2. En la laguna se observó una tendencia hacia el espaciamiento equitativo de la distribución de las especies de peces. Esto sugiere que la competencia prevalece como un factor determinante en las asociaciones de peces de dicha laguna a pesar del filtro ambiental existente.
3. El análisis de similitudes interespecíficas entre las especies explica que los cuatro grupos principales en los que hubo mayor similitud tuvieron afinidades taxonómicas o ecológicas.

7. Recomendaciones

1. Realizar estudios similares en otros ecosistemas lagunares de Cuba, eutrofizados y en buen estado de conservación.
2. Realizar estudios sobre el contenido estomacal de las especies de peces en Laguna Larga, para determinar con mayor detalle la estructura trófica de la comunidad.

8. Referencias Bibliográficas

- Acosta, A., Bartels, J., Colvocoresses, J. y Greenwood, M. (2007) Fish assemblages in seagrass habitats of the Florida Keys, Florida: spatial and temporal characteristics. *Bulletin of Marine Science*. 81(1): 1-19.
- Acosta, M. (2002) Nicho y evolución. *Biología*. 16(1): 3-7.
- Alcolado, P. M., García, E. y Arellano-Acosta, M. (2007) Ecosistema Sabana-Camagüey: Estado actual, avances y desafíos en la protección y uso sostenible de la biodiversidad. *Editorial Academia*.
- Álvarez-Rubio, B., Amezcua-Linares, F. y Álvarez-Rubio, M. (1990) Análisis de la diversidad, amplitud y traslape de nicho en la comunidad de peces del sistema Teacapán-Agua Brava, Nayarit, México. En: *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*. pp. 215-240.
- Allen, T., Jiménez, M. y Villafranca, S. (2006) Estructura y categorías tróficas de peces asociados a praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitales, Hydrocharitaceae) en el golfo de Cariaco, Estado de Sucre, Venezuela. *Investigaciones Marinas*. 34: 125-136.
- Amezcua, F. y Amezcua-Linares, F. (2014) Seasonal changes of fish assemblages in a subtropical lagoon in the SE Gulf of California *The Scientific World Journal*.
- Anticamara, J. A., Zeller, D. y Vincent, A. C. J. (2010) Spatial and temporal variation of abundance, biomass and diversity within marine reserves in the Philippines. *Diversity and Distributions*. 16: 529-536.
- Arceo-Carranza, D., Vega-Cendejas, M. E., Montero-Muñoz, J. L. y Hernández de Santillana, M. J. (2010) Influencia del hábitat en las asociaciones nictimerales de peces en una laguna costera tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 823-837.
- Arceo-Carranza, D. y Chiappa-Carrara, X. (2015) Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 43: 621-631.

- Ayala-Pérez, L. A., Vasco-Villa, O. y Sosa-López, A. (2014) Evaluation of the associations of dominant fish influenced by the nycthemeral cycle and temporal variations in los Petenes Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Ciencia UAT*. 9: 33-43.
- Ayoola, S. O. y Kuton, M. P. (2009) Seasonal variation in fish abundance and physicochemical parameters of Lagos lagoon, Nigeria. *Afr. Environmental Science and Technology*. 3: 149-158.
- Barbosa, J. M., Dos Santos, C. F., Mendonca, A., Cerezini, T. y Silva, S. (2009) Filtros ecológicos y competición: Influencia en el modelo morfológico foliar. *Ecology*. 4: 12-15
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint-Paul, U. y Hubold, G. (2005) The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. *Journal of Fish Biology*. 66: 45-72.
- Bishop, J. W., Sumner, D. Y. y Huerta, N. J. (2006) Molar tooth structures of the Neoproterozoic Monteville Formation, Transvaal Supergroup, South Africa. II: A wave-induced fluid flow model. *Sedimentology*. 53: 1069-1082.
- Brännäs, E. (2008) Temporal resource partitioning varies with individual competitive ability: a test with Arctic charr *Salvelinus alpinus* visiting a feeding site from a refuge. *Journal of Fish Biology*. 73: 524-535.
- Claro, R. y García-Arteaga, J. P. (1993) Estructura de las comunidades de peces asociadas a los manglares del Grupo Insular Sabana- Camagüey, Cuba. *Avicennia*. 1: 60-83.
- Claro, R. y García-Arteaga, J. P. (1994) *Estructura de las comunidades de peces en los arrecifes del grupo insular Sabana-Camagüey, Cuba*. Oceanología y Ecología Tropical. *Avicennia*, 83-107 pp.
- Claro, R., Lindeman, K. C. y Parenti, L. R. (2001) Ecology of the marine fishes of Cuba: Smithsonian Institution, Washington, EE.UU.
- Claro, R. y Parenti, L. R. (2001) *The marine ichthyofauna of Cuba*. En: Claro et al. (eds.). *Ecology of The Marine Fishes of Cuba*, 21-57 pp.
- Claro, R. (2006) La biodiversidad marina de Cuba. Estado actual de su conocimiento y conservación. *Serie Oceanológica*. 2.

- Cloern, J. E. (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*. 210: 223-253.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. (2015) La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*. 24(3): 78-87.
- Córdova-Tapia, F. (2016) Diversidad funcional y ensamblaje de las comunidades de peces en humedales tropicales. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cornwell, W. K., Schilck, D. W. y Ackerly, D. D. (2006) A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*. 87(6).
- Chávez-Comparán, J. y Hammann, M. G. (1989) Diet Of The Mojarras, Gerres Cinereus And Diapterus peruvianus (Pisces: Gerreidae) In Cuyutlan Lagoon, Colima, Mexico During Summer. *Ciencias Marinas*. 15: 71-80.
- Chi-Espínola, A. A. y Vega-Cendejas, M. E. (2013) Feeding habits of *Sphoeroides testudineus* (Perciformes: Tetraodontidae) in the lagoon system of Ria Lagartos, Yucatán, Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 61: 849-858.
- Chittaro, P. M., Ussiglio, P. y Sale, P. F. (2005) Variation in fish density, assemblage composition and relative rate of predation among mangrove, seagrass y coral reef habitats. *Environmental Biology of Fishes*. 72: 175-187.
- Day, J. W. (1989) *Estuarine ecology*. John Wiley & Sons, 558-570 pp.
- Díaz-Ruiz, S., Aguirre-León, A. y Cano-Quiroga, E. (2007) Evaluación ecológica de las comunidades de peces en dos sistemas lagunares estuarinos del sur de Chiapas, México *Hidrobiológica*. 16(2): 197-210.
- Flores-Ortega, J. R., González-Sansón, G., Aguilar-Betancourt, C., Kosonoy-Aceves, D., Venegas-Muñoz, A., Lucano-Ramírez, G. y Ruiz-Ramírez, S. (2015) Hábitos alimentarios de los jóvenes de *Centropomus robalito* (Centropomidae: Actinopterygii) en la laguna de Barra de Navidad, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical*. 63.
- Flores, F., C., A. y Benítez, B. (2008) Ecosistemas acuáticos costeros: Importancia, reto y prioridades para su conservación.

- Galacatos, K., Barriga-Salazar, R. y Stewart, D. J. (2004) Seasonal and habitat influences on fish communities within the lower Yasuni River basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes*. 71(1): 33-51.
- Garrido, J., Pérez-Bilbao, A. y Benetti, C. J. (2011) Biodiversity and Conservation of Coastal Lagoons. En: *Ecosystems Biodiversity*. Tech, Universidad de Vigo, España., pp. 1-28.
- Gaspar, R. (2008) Diversidad íctica de la zona costera influenciada por el río manzanares, Golfo de Cariaco, Venezuela. En: *Departamento de Biología*. Univesidad de Oriente.
- Geange, S. W., Shirley, P., Burns, K. C. y Shima, J. S. (2011) A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. En: *Methods in Ecology and Evolution*. pp. 175-184.
- Giberto, D. A. (2008) Estructura de la comunidad bentónica y ecología trófica de Sciaenidae (Pisces: Osteichthyes) en el estuario del Río de la Plata (tesis doctoral). *Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina*.
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, G. A., Tello, J. G. y Cadena, C. D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*. 79.
- González de Zayas, R. (2012) Balance de nitrógeno y fósforo en una laguna costera tropical (Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba). Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- González de Zayas, R., Merino-Ibarra, M., Soto-Jiménez, M. F. y Castillo-Sandoval, F. S. (2013) Biogeochemical responses to nutrient inputs in a Cuban coastal lagoon: runoff, anthropogenic and groundwater sources. *Environmental Monitoring and Assessment*. 185.
- Guevara, E., Sánchez, A., Rosas, C., Mascaró, M. y Brito, R. (2007) Asociación trófica de peces distribuidos en vegetación acuática sumergida en Laguna de Términos, sur del Golfo de México. *Universo y Ciencia*. 23: 151-166.
- Guimaraes, M., Fernández, R. G., Rodríguez, C. A. y González de Zayas, R. (2010) Análisis morfométrico en *Ruppia maritima* L. (Ruppiaceae) en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

- Guimaraes, M. B. y González de Zayas, R. (2011) Productividad primaria en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*. 3: 31–41
- Hernández- Roque, L. (2007) Calidad de agua y gestión ambiental de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. En: *Tesis de Maestría*. Universidad de Matanzas “Camilo Cienfuegos”.
- Horn, M. y Allen, L. G. (1976) Numbers of species and faunal resemblance of marine fishes in California bays and estuaries. *Bulletin Southern California Academy of Sciences*. Sci. 75: 159-170.
- Jasick, F. y Marone, L. (2007) *Ecología de las comunidades*. 31-46 pp.
- Kjerfve, B. (1986) Comparative oceanography of coastal lagoons. En D. Wolfe (Ed.) *Estuarin variability* En D. Wolfe (Ed.) *Estuarin Variability*. Academic Press, Waltham, EE.UU. 63–81.
- Kjerfve, B. (1994) Coastal Lagoons. *Elsevier Oceanography Series*. 60: 1–8.
- Leibold, M. y Geddes, P. (2005) El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*. 15: 117-129.
- Lladó, D., Olivera, Y. y Pina-Amargós, F. (2016) Spatio-temporal variations in fish assemblages from Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. En: *EcoCIEC 2016, Cayo Coco, Cuba*.
- Lladó, D. (2016) Variación espacio-temporal de la ictiofauna de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. En: *Tesis de Diploma*. Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas.
- MacArthur, R. H. y Levins, R. (1967) The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. 101: 377–385.
- Maci, S. y Basset, A. (2009) Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 83: 602-612.
- Machado, F. S., Macieira, R. I. M., Zuluaga Gómez, M. A., Costa, A. F., Mesquita, E. y Giarrizzo, T. (2015a) Checklist of tidepool fishes from Jericoacoara National Park, southwestern Atlantic, with additional ecological information. *Biota Neotropical*. 15.

- Manjarrés, L., García, C. y Acero, A. (2001) Caracterización ecológica de las asociaciones de peces demersales del Caribe colombiano norte, con énfasis en los pargos (Lutjanidae). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 30(1): 77-107.
- Maragos, J. E. (2014) *College, Biology*. 43-60 pp
- Mason, N., Irz, P., Lanoiselee, C., Moullot, D. y Aguilar, C. (2008) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*. 77(2): 285-296.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. 21(4): 178-185.
- Moreira- Osório, F., Oliveira- Godinho, W. y Monteiro da Cruz- Lotufo, T. (2011) Ictiofauna asociada às raízes de mangue do estuário do Rio Pacoti-CE, Brasil. *Biota Neotropical*. 11.
- Moreira, M. E. (2015) Ictiofauna antártica: ecología de los estadios juveniles de especies del Suborden Notothenioidei de Caleta Potter, Isla 25 de Mayo. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. 10.
- Moullot, D., Laune, J., Tomasini, J. A., Aliaume, C., Brehmer, P., Dutrieux, E. y Chi, T. D. (2005) Assessment of coastal lagoon quality with taxonomic diversity indices of fish, zoobenthos and macrophyte communities. *Hydrobiologia*. 550: 121-130.
- Moullot, D., Dumay, O. y Tomasini, J. A. (2007) Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 71.
- Moullot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W. y Bellwood, D. R. (2013) A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(3): 167-177.
- Murphy, R. (2005) Fish assemblage structure in Maryland's coastal lagoon complex. Universidad de Maryland, EE.UU.
- 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*.

- Nagelkerken, I., Dorenbosch, M., Verberk, W., De La Morinière, E. C. y van Der Velde, G. (2000) Importance of shallow-water biotopes of a Caribbean bay for juvenile coral reef fishes: patterns in biotope association, community structure and spatial distribution. *Marine Ecology Progress Series*. 202: 175-192.
- Navarro, A. G., Peterson, A. T., Nakazawa, Y., y Liebig-Fossas, I. (2003). Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, J. Morrone y J. Llorente B.(eds.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 115-122.
- Newton, A., Icely, J. D., Falcao, M., Nobre, A., Nunes, J. P., Ferreira, J. G. y Vale, C. (2003) Evaluation of eutrophication in the Ria Formosa coastal lagoon, Portugal. *Continental Shelf Research*. 23.
- Nixon, S. y Fulweiler, R. (2009) Nutrient pollution, eutrophication, and the degradation of coastal marine ecosystems. Global loss of coastal habitats: rates, causes and consequences. Fundacion BBVA, Bilbao, España. *Global Loss of Coastal Habitats: Rates, Causes and Consequences*. 23-58.
- Núñez, G. y Núñez, M. A. (2006) Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. *A Parte de Rei*. 47: 1-15.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. y Wagne, H. (2013) *vegan: Community Ecology Package*.
- Olivera, Y. (2014) Evaluación de la superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas, La Habana, Cuba.
- Padilla-Serrato, J., Lopez-Martinez, J., Rodriguez-Romero, J., Lluch-Cota, D., Galvan-Magana, F. y Acevedo-Cervantes, A. (2016) Composition and biogeography of the fish assemblage associated with the coastal Las Guasimas Lagoon, Sonora, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 44: 85-98.

- Padilla, J., López, J., Rodríguez, J., Lluch, D., Galván, F. y Acevedo, A. (2016) Composition and biogeography of the fish assemblage associated with the coastal Las Guásimas Lagoon, Sonora, Mexico *Latin american journal of aquatic research*. 44(1): 85-98.
- Perigó, E., Montalvo, J., Miravet, M. E., Enriquez, D., Cobas, L. S., Ramírez, O. y Santos, R. (2009) Diagnóstico ambiental, impactos y respuestas de la laguna costera El Doctor. Playa Baracoa, Habana, Cuba. *Serie Oceanológica*. 6: 79-93.
- Pineda-Peralta, A., Ramos-Miranda, J., Castillo-Rivera, M. y Arreguín-Sánchez, F. (2016) Cambios en la dieta de dos especies de mojarras (Gerreidae) en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 51: 385-394.
- Pittman, S. J., Caldow, C., Hile, S. D. y Monaco, M. E. (2007) Using seascape types to explain the spatial patterns of fish in the mangroves of SW Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series*. 348: 273-284.
- Pledger, S. y Geange, S. (2009) Niche Overlap: A unified definition and analysis for data of different types: 1-32.
- Quirós, R., Rennella, A., Boveri, M., Rosso, J. y Sosnovsky, A. (2002) Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecología Austral*. 12(2): 175-185.
- R-Core-Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.
- Ramírez-Villarreal, P. (1993) Estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras de la Isla de Margarita. En: *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. pp. 68-81.
- Rodríguez-Romero, J., López-González, L., Galván-Magaña, F., Sánchez-Gutiérrez, F., Inohuye-Rivera, R. y Pérez-Urbiola, J. C. (2011) Seasonal changes in a fish assemblage associated with mangroves in a coastal lagoon of Baja California Sur, Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*. 39.
- Salvat-Torres, H. M., Pina-Amargós, F. y González-Sansón, G. (2010) Variación espacial de la comunidad de peces asociados a un canal de mangles en Cayo Coco, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 31: 131-140.

- Salvat-Torres, H. M. (2011) Dinámica de la ictiofauna del canal de comunicación al mar de Laguna Larga, Cuba. Universidad de La Habana, La Habana, Cuba.
- Salvat-Torres, H. M., Pina-Amargós, F., Quesada, M. y González-Sansón, G. (2014) Variación temporal de la comunidad de peces en un canal de comunicación al mar en Cayo Coco, Cuba/Temporal variation of fish community in a communication channel in Coco Key, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*. 33: 1-13.
- Schoener, T. W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185: 27-39.
- Soria, J. M. y Sahuquillo, M. (2009) Lagunas costeras. En: Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Madrid. *Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino*.
- 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. Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.
- Torres-Orozco, B., Roberto, E. y Pérez-Hernández, M. A. (2011) Los peces de México: una riqueza amenazada. *Tema del Mes*.
- Tuckey, T. y Dehaven, M. (2006) Fish assemblages found in tidal-creek and seagrass habitats in the Suwannee River estuary. *Fishery Bulletin*. 104(1): 102-117.
- Ulrich, W., Piwczynski, M., Maestre, F. T. y Gotelli, N. J. (2012) Null model tests for nicheconservatism, phylogenetic assortment and habitat filtering. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(5): 930–939.
- Valdez-Zenil, J., Rodiles-Hernández, R., González-Acosta, A. F., Barba-Macías, E. y Mendoza-Carranza, M. (2015) Abundancia relativa, estructura de tallas y relación longitud-peso de la mojarra mexicana *Eugerres mexicanus*. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 2: 349-356.
- Vega-Cendejas, M. y Hernández-de-Santillana, M. (2014) Ictiofauna que habita los sistemas costeros del parque marino Isla Contoy. *Ciencia UAT*. 9: 44-59.
- Verdú, M. (2009) Genética de comunidades. *Ecosistemas*. 18(1): 17-22.

- Verweij, M. C., Nagelkerken, I., Wartenbergh, S., Pen, I. R. y van der Velde, G. (2006) Caribbean mangroves and seagrass beds as daytime feeding habitats for juvenile French grunts, *Haemulon flavolineatum*. *Marine Biology*. 149: 1291-1299.
- Weiher, E. y Keddy, P. A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*. 159-164.
- Wilson, J. B. (1990) Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities. . *New Zealand Journal of Ecology*. 17-42.
- Zobel, M. (1997) The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*. 12(7): 266-269.
- Zrate-Hernandez, R., Aguirre-Leon, Ortiz-Burgos, S. y Castillo-Rivera, M. (2007) Ecomorfología de peces estuarinos del Golfo de México.