



Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas

Departamento de Biología

## **Tesis de Diploma**

# **Gremios tróficos y modelos de anidamiento de los ensamblajes de aves del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba**

**Autor:** Daylon Fundora Caballero

**Tutores:** Lic. Antonio García Quintas

Lic. Alain Parada Isada

Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros

**Villa Clara**

**Junio de 2013**

## Agradecimientos

Todos sabemos que en la vida una de las cosas más difíciles para el ser humano, es agradecer. Por una u otra causa siempre terminamos por hacerlo mal, por olvidar a alguien, por no decirlo en el momento adecuado, o sencillamente por olvidarlo. Aquí traté de ser lo más generalista posible, para hacer más plausibles estos errores; aunque en realidad, nunca podré agradecer a todos los que me ayudaron y guiaron desde que decidí coger biología y comencé a meterme en el mundo de las ciencias naturales. A todos los que estuvieron para mí, desde que comencé a coleccionar y pintar animales, hasta los que aún están en el final de mi carrera. **Muchas Gracias!!!**

1-A mi **madre**, confidente, padre y amiga. Todas, unidas en la misma persona: aquella que me trajo al mundo para que ahora sencillamente pueda convertirme en biólogo. A ella, por encima de todos, se lo debo todo; incluido y más importante el hecho de existir y actualmente ser quien soy.

2-A mi **familia**... Los forjadores de los cimientos de mi vida. Los que en buenas o malas; mejor o peor; como toda familia, contribuyeron a que hoy estuviese aquí.

3-A mi tutor **Antonio García Quintas** (Tony)... Primeramente por haberme aceptado de imprevistos. Además, por tanto apoyo brindado, tanto conocimiento inculcado, tanto tiempo dedicado, tanta paciencia o más bien aguante, y tanta amistad en todo este período de tesis.

4-A mi co-tutor **Alain Parada Isada** por tantos problemas resueltos, tantas respuestas y tantas atenciones. A él, le debo el sentirme con “corazón de ornitólogo”.

5-A **Denyer**... El hermano que me dio la vida hace ya cinco años. Nadie como él para conocerme y guiarme... El de tantas batallas... -Sobran palabras-.

6-A **Enma**... La que me enseñó a “ser paciente”... Una de las personas más importantes, por tener como verdad una daga que punzaba en el momento y lugar correcto... La que me dio tantas “Primeras cosas”... La Tata de siempre.

7-A **Michel**... El pilar principal de todo cuanto he aprendido en el “campo”, durante estos años, para poder hacer realidad mi sueño... Sin estar; estaba. Por él: “Nunca dejaré de perseguir mis sueños”.

---

8-A **Yoel y Alex**... Mis dos más viejos amigos y los que más me han soportado...en todos los tiempos. “Ellos saben”.

9-A **Maydiel**... **Bety, Lety, Edgardo** (El Pelú), **Marlon**, e **Ismael** (El Viejo)... La gente que más piedras aportó para que se erigiera el Castillo de esta carrera que he pasado... Y a todos los que, por ser tantos, sería engorroso nombrar; pero que también aportaron bloques.

10-A los muchachos del cuarto... No mencionaré nombres para no errar por cantidad o por años de aparición... A todos ellos: Gracias por acompañarme y convivir durante estos cinco *cortos* años.

11-A todos los muchachos del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC); sin los cuales no hubiese sido posible mi desarrollo en el centro, y a los que les debo oportunas ayudas en muchos de los ladrillos que conformaron este trabajo.

12-A **Ibis**, la negrona que tanto me aportó en mis inicios como futuro “naturalista”, y que tanto luchó –contra todos- para que me dejara llevar por el camino de la biología.

Ahora, unas líneas especiales, para agradecer el infinito interés y apoyo:

13-A **Eliser**... No por último menos importante... Por tantos consejos. Por la inmensa confianza y paciencia. Por sus oportunas revisiones y sus criterios siempre acertados. Por haber sido el conector principal de mí persona con el CIEC. Mi consultante, apoyo y amigo.

---

## Resumen

En ecología de comunidades naturales, una polémica común es si el ensamble de especies que las conforman, responde a procesos determinísticos o aleatorios. Se han descrito varias reglas de ensamblaje de especies, y entre éstas la hipótesis del subgrupo anidado, que caracteriza a las comunidades en el contexto de biotas fragmentadas. La misma plantea que las especies propias de sitios pobres, constituyen subconjuntos no aleatorios de las especies de sitios con mayor riqueza específica. En el Parque Nacional Jardines de la Reina, al sur de la región central de Cuba, se realizó un estudio para determinar si el anidamiento era una propiedad de la comunidad y de los ensamblajes de especies por gremios tróficos. Se consideraron tres clasificaciones en gremios tróficos para las comunidades de aves presentes en el área. Se confeccionó una matriz de presencia-ausencia de especies para cada gremio considerado en los sistemas de clasificación. Para calcular el grado de anidamiento se empleó el índice de Anidamiento de relleno superpuesto y decreciente. Este varía entre 0 y 100, con los valores más cercanos a 100 si existe anidamiento. Se emplearon cuatro modelos nulos para evaluar la significación estadística del anidamiento con respecto a los valores observados en las matrices de datos. La mayoría de los ensamblajes de especies de los gremios tróficos manifestó anidamiento significativo. Solamente cuatro gremios (Carnívoro de orilla con picoteo no superficial, insectívoro aéreo, insectívoro de tronco y follaje con espiguelo e insectívoro/frugívoro), no presentaron anidamiento, con valores de probabilidad de entre 0,20 hasta 0,65 con respecto a los modelos nulos. Estos valores para subgrupos anidados se presentarían iguales o menores a 0,01. Los gremios tróficos no anidados presentaron composiciones de especies muy especializadas a determinados recursos tróficos, así como de especies de gran movilidad; posibles factores que explican dichos resultados. Lo anterior demuestra la existencia de una estructura anidada en el área de estudio, dependiente de las agrupaciones de las especies por gremio trófico. Esto, puede servir de elemento de juicio para el manejo, protección y conservación de las ornitocenosis presentes en el área.

**Palabras clave:** grupos funcionales, subgrupo anidado, estructura comunitaria, modelos nulos, reglas de ensamblaje.

## **Abstract**

Whether the species assemblages are governed by deterministic or stochastic processes still remains as a debatable issue within the ecology of natural communities. A number of assembly rules have been described and among them is the hypothesis of nested subsets which characterizes communities within the context of fragmented biota. This hypothesis states that species inhabiting poor sites are non-random subsets of species in sites with higher species richness. In the Jardines de la Reina National Park, south-central Cuba, we studied if nestedness constitutes a feature of both species assemblages sorted out by trophic guilds and the overall community. Three different criteria were used to classify the bird communities into trophic guilds present in the study area. A presence-absence matrix of species for each guild was built up taking into account the three classification schemes. In order to calculate the degree of nestedness, we used the “nestedness metric based on overlap and decreasing fill” index which varies from 0 to 100, with highest values indicating nestedness. For assessing its statistical significance regarding the observed values in the data matrices, four null models were used. Most species assemblages of trophic guilds showed significant degree of nestedness except for four guilds (non-superficial pecking edge-foraging carnivores, aerial insectivores, trunk-and-foilage gleaning-insectivores and insectivores/frugivores) with probabilities values from 0,20 to 0,65 in relation to the null models. These values for nested subgroups would be equal or lower than 0,1. Unnested trophic guilds were made up by very specialized species compositions exploiting specific food items, as well as by high mobility species; plausible factors explaining these results. This certainly points out to the existence of a nested structure within the study area depending on the species groupings per trophic guild, which in turn, provides further theoretical frameworks for the management and preservation of the avian diversity present in Jardines de la Reina archipelago.

**Key words:** functional groups, subset nested community structure, null models and assembly rules.

## Índice

<b>Introducción</b> -----	1
<b>Revisión Bibliográfica</b> -----	4
Estructura de las comunidades naturales-----	4
Estructura en gremios de las comunidades naturales-----	5
Modelos nulos-----	7
Reglas de ensamblaje de las comunidades-----	9
Modelos de anidamiento-----	11
<b>Materiales y Métodos</b> -----	15
Área de estudio-----	15
Avifauna del Parque Nacional Jardines de la Reina-----	16
Obtención de datos para la construcción de las matrices de presencia- ausencia-----	17
Construcción de las matrices de datos de presencia-ausencia-----	17
Evaluación del grado de anidamiento-----	23
<b>Resultados</b> -----	25
Características de la avifauna en el área de estudio-----	25
Matrices de presencia-ausencia de especies-----	25
Grado de anidamiento de los ensamblajes de aves por gremio trófico-----	31
<b>Discusión</b> -----	34
Sistemas de clasificación en gremios tróficos-----	35
Grado de anidamiento en los ensamblajes de aves por gremio trófico-----	35
<b>Conclusiones</b> -----	38
<b>Recomendaciones</b> -----	39
<b>Literatura citada</b> -----	40

## **Introducción**

Las comunidades constituyen conjuntos de poblaciones de diferentes especies que coexisten en un área física determinada y en un momento dado, y que han experimentado procesos coevolutivos. Según Begon *et al.* (2006), la estructura de las comunidades puede estar determinada por interacciones interespecíficas como la competencia, depredación, mutualismo y parasitismo, o por procesos evolutivos como la colonización, extinción y especiación. Otros factores que también influyen sobre la estructura comunitaria son la distribución y abundancia de las especies y la morfología, fisiología y conducta de las mismas (Andraca, 2010).

Leyque'n (2006) afirma que la competencia interespecífica es una fuerza ecológica que conforma los modelos comunitarios. Además, las especies que explotan el mismo recurso alimenticio, de manera similar, compiten entre sí más intensamente, y se separan ecológicamente en gremios tróficos. Los mismos, definidos por Root (1967), son grupos de especies de una comunidad que utilizan recursos comunes y comparten características similares. Así, el éxito del uso de gremios para caracterizar un ensamble de especies depende del criterio de agremiación elegido. Según Andraca (2010), el arreglo de especies en gremios tróficos permite una caracterización más real de la estructura de la comunidad. En Cuba se ha utilizado el criterio de Kirkconnell *et al.* (1992) para definir gremios tróficos en aves, a partir del tipo de alimento, lugar y forma en que lo toman. Otras variantes han sido propuestas por Acosta *et al.* (1996) para comunidades de aves acuáticas y por Andraca (2010) para la avifauna cubana en general.

Una de las mayores polémicas en ecología es si la estructuración de las comunidades se basa en reglas determinísticas o eventos estocásticos. En el caso de las primeras, han sido descritos varios principios como las reglas de ensamblaje de Diamond (1975), la de la razón constante de peso o longitud (Hutchinson, 1959), la hipótesis de los estados favorecidos (Fox, 1987), la hipótesis de la proporcionalidad de gremios (Wilson, 1989; Mikkelsen, 1993), y la hipótesis del subgrupo anidado (Patterson y Atmar, 1986; Patterson, 1987). Estas reglas se enfocan en los factores que promueven la formación de modelos no aleatorios que caracterizan la estructura de los ensamblajes de especies. En Cuba los trabajos sobre reglas de ensamblaje han estado prácticamente ausentes. No obstante, Andraca (2010) analizó el

comportamiento de varias reglas en distintas comunidades de aves cubanas, para determinar si el hábitat influye en el cumplimiento de las mismas.

Una de las reglas de ensamblaje que caracteriza a las comunidades en el contexto de biotas fragmentadas es la hipótesis del subgrupo anidado. Esta plantea que las especies de flora o fauna presentes en sitios empobrecidos, constituyen un subconjunto no aleatorio de las especies presentes en áreas de mayor riqueza específica (Atmar y Patterson, 1986). Este principio no asume previamente que la competencia interespecífica es el factor que promueve el anidamiento en los ensamblajes. Además, según Ulrich *et al.* (2009), el anidamiento es un modelo intrínsecamente relacionado con el grado de agregación de las especies.

Las controversias sobre el tema de la estructuración de las comunidades promovieron la introducción de los modelos nulos para detectar la existencia o no de modelos no aleatorios en las comunidades naturales. Un modelo nulo es un modelo que se obtiene por la aleatorización de datos ecológicos reales o por remuestreo de una distribución real o potencial conocida. La aleatorización muestra la estructura más probable de las matrices de datos que se esperaría en ausencia de los mecanismos biológicos que se quieren someter a prueba (Gotelli y Graves, 1996). En un modelo nulo lo que se prueba es la hipótesis de independencia y no que los datos son aleatorios (Gotelli, 2001).

A nivel mundial, existen varios trabajos previos relacionados con las reglas de ensamblaje y modelos nulos aplicados a las aves. Por su parte, en Cuba, existen escasos estudios teóricos a nivel de comunidades, principalmente sobre la estructura y composición de las mismas (*i.e.* Acosta, 1998). Solo se conoce del trabajo de Andraca (2010) sobre el cumplimiento de las reglas de ensamblaje en función del tipo de hábitat en que se desarrollan las comunidades de aves cubanas. Dichas reglas constituyen una herramienta importante en la restauración ecológica y en la predicción de cambios bajo condiciones climáticas variables (Joys, 2000). Su posible papel para potenciar esfuerzos de conservación se ha utilizado para estimar el tamaño mínimo de poblaciones viables, así como el de los fragmentos de hábitat que pueden ser utilizado por las especies especialistas (Bloch *et al.*, 2007). El mismo autor plantea que dichas estimaciones, tienen el objetivo de evaluar la conectividad entre los fragmentos, y de predecir la vulnerabilidad de las especies a la extinción.

En general, la avifauna del archipiélago de los Jardines de la Reina (AJR) ha sido poco estudiada (Parada y García-Quintas, 2012). Existen escasos trabajos que han contribuido al conocimiento de la composición de especies y distribución de las aves de la región (e.g. Socarrás *et al.*, 2000; Parada y Arias, 2005; y Socarrás *et al.*, 2006). Recientemente, Parada y García-Quintas (2012) compilaron y actualizaron la información relacionada con la avifauna de este archipiélago.

Aún existe polémica acerca de la no aleatoriedad en la estructuración de las comunidades. Por una parte, varios autores (e.g. Atmar y Patterson, 1986; Calmé y Desrochères, 1999; Almeida-Neto *et al.*, 2007; Ulrich *et al.*, 2009; Valdovinos, 2010) plantean que los modelos de anidamiento caracterizan la estructura de las comunidades naturales y niegan la aleatoriedad en la estructuración de las mismas. Sin embargo, Begon *et al.* (2006) y Kraft (2007) afirman que las comunidades están estructuradas por factores aleatorios, debido a disturbios físicos y procesos como la dispersión limitada acoplada con la estocasticidad demográfica. Una respuesta tentativa a la contradicción anterior es que *los modelos de anidamiento caracterizan la estructura de los ensamblajes de aves del Parque Nacional Jardines de la Reina, independientemente de las agrupaciones de las especies por gremio trófico*. Por tanto los objetivos de este trabajo son:

- Evaluar el grado de anidamiento de los ensamblajes de aves que constituyen el mismo gremio trófico.
- Caracterizar el modelo de anidamiento en el ensamblaje total de especies de aves.

Para el cumplimiento de los mismos, se realizarán las siguientes tareas:

- Anotar el número de especies de aves por cayo.
- Seleccionar varios sistemas de clasificación en gremios tróficos y clasificar las especies de aves según dichos criterios.
- Calcular el grado de anidamiento de los ensamblajes de aves por gremio trófico.
- Calcular el grado de anidamiento del ensamblaje total de especies.

## Revisión bibliográfica

### **Estructura de las comunidades naturales**

Las comunidades constituyen conjuntos de poblaciones de diferentes especies que coexisten espacial y temporalmente. Según Begon *et al.* (2006), la estructura de las comunidades puede estar determinada por varios factores como el disturbio físico y las condiciones cambiantes del ambiente. Igualmente, por las interacciones que se establecen entre las especies como la competencia, la depredación, el mutualismo y el parasitismo, las cuales pueden ocurrir o no simultáneamente; o por procesos evolutivos como la extinción y la especiación. Dichos procesos, junto a la naturaleza desigual del ambiente y la conducta de las especies regulan la composición, abundancia y distribución de las especies que integran a las comunidades naturales (Andraca 2010). La competencia interespecífica, ha sido reconocida como una importante fuerza ecológica que da forma a los modelos estructurales de las comunidades (Leyequie'n, 2006). También juega un papel importante en la distribución de las especies en las comunidades, según Bertness (1991), e interrelaciona las especies de manera que cada una sea parte específica y esencial de las interacciones en los ecosistemas.

Existen varios puntos de vista relacionados con la estructura de las comunidades naturales. Por ejemplo, MacArthur y Wilson (1967) y Abrams (1983) plantean que la cantidad de especies de una comunidad está determinada por el número de gremios y de especies por gremio que puedan existir en la misma. No obstante, la estructuración comunitaria puede depender de la abundancia de las especies que la componen y de las relaciones interespecíficas que se establecen entre ellas. Por su parte, Gotelli (2000) afirma que si la riqueza de especies está regulada por las interacciones biológicas, entonces las comunidades deben converger en un número, relativamente constante, de especies por sitio.

Como ensamblaje de especies se considera al conjunto de individuos que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, y que coinciden en el espacio y tiempo (Jacksic, 1981). Una especie puede influir en la composición de comunidades enteras al servir como recurso para otras especies que la depredan o parasitan. Además, pueden existir especies sombrilla, que abarcan alrededor de ellas casi la totalidad de la trama de relaciones ecológicas de una comunidad y por ello establecen la estructura de la misma. Según Harber y Milne (1997), las

interacciones entre dos especies pueden ocurrir de muchas formas, y pueden variar o ser moduladas por la presencia o ausencia de una tercera. La coexistencia de especies depende, en gran medida, del nivel de competencia interespecífica (Bowers y Brown 1982) y/o las condiciones biológicas en las que dicha competencia tiene mayor o menor influencia sobre las densidades poblacionales y la estructura comunitaria (Leyequie'n, 2006).

### **Estructura en gremios de las comunidades naturales**

La estructura en gremios de una comunidad se define como los modelos en la utilización de los recursos, observados en especies coexistentes y asociados particularmente a las similitudes y diferencias en el modo en el que dichas especies explotan los recursos (Andraca, 2010). Dicha estructura varía de un sitio a otro y está correlacionada con las características particulares del hábitat y el recurso principal como la estructura de la vegetación, la disponibilidad de alimentos, así como con el tipo y distribución de los sustratos de forrajeo (Holmes y Recher, 1986).

Los gremios o grupos ecológicos fueron definidos inicialmente por Root (1967) como grupos de especies que, dentro de una comunidad, utilizan recursos comunes o comparten características similares. Dentro de estos grupos es más probable que las interacciones interespecíficas antagónicas actúen de forma intensa, para modular la riqueza de especies y caracterizar la estructura de las comunidades. Bailey *et al.* (2004) afirma que los gremios no son unidades estáticas sino que sus límites varían con la disponibilidad de recursos y la composición taxonómica del ensamble. Esto hace que la complejidad de la estructura del ambiente determine la variabilidad de recursos disponibles y así, la existencia de diferencias espaciales en el número y tipo de gremios.

Verner (1984) refiere sobre la existencia de gremios de manejo, considerados como grupos de especies que tienen la misma respuesta a los impactos de su ambiente. Según esta definición, los gremios de manejo deberían quedar determinados por la respuesta *a posteriori* de las especies ante alguna perturbación (Milesi *et al.*, 2002).

Según Milesi *et al.* (2002), diferentes agrupamientos supra-específicos han sido usados como herramientas de manejo para obtener indicadores económicos simples o del estado de los recursos, o de la salud de las comunidades locales. Una de las propuestas es usar los gremios de manejo definidos por Verner (1984), aunque estos autores consideran que el

agrupamiento, *a posteriori*, de especies que respondan de manera similar a los impactos parece ser una herramienta útil, pero no está libre de problemas (circularidad, extrapolación a condiciones distintas, razonamiento plausible pero falaz).

Los grupos de especies formados a partir de las respuestas a las perturbaciones parecen ser más adecuados como indicadores que los gremios tradicionales basados en el uso de los recursos. Estas clasificaciones se realizan por comparación de la abundancia de especies entre sitios donde ha ocurrido una perturbación y sitios-control (e.g. Szaro, 1986; Canterbury *et al.*, 2000; Chase *et al.*, 2000). Este procedimiento puede tener un razonamiento circular ya que debe conocerse la respuesta del grupo taxonómico ante una perturbación para elegir o confirmar el agrupamiento, y luego poder usarlo en la predicción del efecto de esa perturbación (Milesi *et al.*, 2002).

El agrupamiento de las especies en gremios de manejo suele basarse en el uso que éstas hacen de uno o pocos recursos (como en los gremios tradicionales). Si la agrupación está basada en el uso de los recursos y no en la variable que los define como gremios de manejo (*i.e.* que muestren la misma respuesta a las perturbaciones), esa respuesta semejante de sus miembros es una hipótesis (o predicción) plausible de ser puesta a prueba, y no una propiedad que debe considerarse establecida por definición (Milesi *et al.*, 2002). También, el uso de gremios como instrumentos de predicción, evaluación o medidas subrogadas del estado de los recursos, es decir como indicadores, ha sido propuesto para el estudio de ambientes sujetos a perturbaciones humanas y como sustento de decisiones de manejo y conservación (Verner, 1984; Block *et al.*, 1986 y Roberts, 1987).

El éxito del uso de gremios para el muestreo sistemático de los ensamblajes es altamente dependiente del criterio de agrupación elegido, de cuán necesario o condicionante es un determinado recurso o componente del hábitat para el grupo de organismos en cuestión y de la relación entre el tipo e intensidad particular de la perturbación y dicho recurso (Milesi *et al.*, 2002). Andraca (2010) asegura que, en general, el arreglo de especies en gremios con valor ecológico permite una caracterización más real de la estructura de las comunidades, así como inferir modelos de funcionamiento intrínsecos de las mismas.

En Cuba se ha utilizado el criterio de Kirkconnell *et al.* (1992) para definir gremios tróficos en las aves, a partir de la determinación del tipo de alimento, lugar donde lo toman y forma de

tomarlo. Dicha clasificación se basó en experiencias empíricas sobre la historia natural de las especies para definir 47 gremios tróficos. Este sistema de clasificación ha sido empleado en muchos trabajos relacionados con la caracterización estructural de varias comunidades de aves, pero dichos estudios son meramente descriptivos y se han limitado a descripciones de la riqueza de especies y abundancias proporcionales por gremio trófico. Algunas variantes de esta clasificación han sido propuestas por Acosta *et al.* (1996) para comunidades de aves acuáticas, y Andraca (2010) que plantea otros tres criterios de agrupación de las especies en gremios tróficos.

En general las comunidades cercanas se caracterizan por poseer poblaciones densas, y colonización e interacciones fuertes y frecuentes de especies, mientras que las comunidades aisladas poseen bajas densidades poblacionales e interacciones débiles entre las especies (Gotelli y Rohde, 2002). Las densidades de algunos gremios tróficos y reproductivos varían de manera similar a la estructura de la vegetación. Buckley *et al.* (2003) han demostrado que los modelos de riqueza dentro de un gremio trófico dependen de la escala espacial, a pesar de que ésta generalmente representa una medida arbitraria de la zona y no un aspecto estructural del sistema (Tramer, 1974).

### **Modelos nulos**

El debate sobre la forma de organización de las comunidades conllevó al uso de los modelos nulos para evaluar la existencia o no de modelos no aleatorios en la estructura de las mismas. Los modelos nulos se han aplicado en estudios sobre coexistencia de especies, tamaño corporal o estructura morfoecológica y división espacio-temporal del nicho en diferentes comunidades animales (Andraca, 2010). Según Gotelli y Graves (1996), un modelo nulo es un intento de colocar los datos derivados de una investigación no experimental en el contexto de las pruebas de hipótesis estadísticas. Dichos modelos están diseñados para generar distribuciones de probabilidad de una variable de interés, y servir como "control" al examinar un conjunto específico de evidencia no experimental (Connor y Simberloff, 1986).

A pesar de que varían en su algoritmo de aleatorización, en general, todos los modelos nulos comparten el mismo procedimiento, según Gotelli (2000):

1. Concentran predicciones modeladas a partir de teorías ecológicas en una simple

predicción sobre la estructura de una matriz de presencia-ausencia. La predicción habitual es que la coexistencia de especies es un proceso no aleatorio y generalmente menor que lo esperado en una comunidad en la cual las especies colonizan sitios independientemente una de otra.

2. Definen un índice  $X$  que describe, con un número, el modelo de coexistencia en una matriz de presencia-ausencia.
3. Miden el índice observado ( $X_{obs}$ ) para la matriz observada.
4. Aleatorizan la matriz observada con un modelo nulo y registra el índice simulado ( $X_{sim}$ ) para la matriz aleatorizada.
5. Repiten el paso cuatro muchas veces (generalmente más de 1 000) para generar un histograma de frecuencias de  $X_{sim}$ . Dicho histograma representa el rango de valores esperados para el  $X_{obs}$  si se cumple el modelo nulo. El histograma es una distribución de frecuencias para probar la hipótesis nula de que el  $X_{obs}$  es obtenido al azar a partir de la distribución de  $X_{sim}$ . (La posición de  $X_{obs}$  en el histograma es utilizada para asignar un valor de probabilidad al modelo presentado, al igual que en las pruebas estadísticas convencionales).
6. Utilizan métodos clásicos de inferencia estadística para interpretar el  $X_{obs}$ . La probabilidad de que  $X_{obs} = X_{sim}$  es la frecuencia de  $X_{sim}$  en el histograma, o sea, la frecuencia en la que se localiza el  $X_{obs}$  en el histograma.
7. Calculan, a partir de la frecuencia acumulativa de las observaciones simuladas, sus probabilidades de ser  $\leq$  o  $\geq$  que  $X_{obs}$ .
8. Utilizan los resultados de la prueba estadística para evaluar la hipótesis original. (Este es el aspecto de mayor controversia del análisis con modelos nulos).

Es válido resaltar que, excepto cuando se trabaja con los totales de filas y/o columnas fijos, durante la colonización aleatoria de los diferentes sitios se pueden generar matrices degeneradas, o sea, sitios en los que no coexistan especies de las estudiadas. La aparición de estas matrices incrementa la frecuencia de rechazo de la hipótesis nula por lo que algunos autores (e.g. Connor y Simberloff, 1979) plantean que el trabajo con estas matrices puede resultar problemático para las comparaciones de modelos nulos.

Según Gotelli y Graves (1996), los modelos nulos se utilizan, básicamente, para intentar generar los índices numéricos usados como medidas de procesos biológicos que se podrían esperar en ausencia de dichos procesos. En un modelo nulo lo que se prueba es la hipótesis

de independencia y no que los datos son aleatorios, o sea, la hipótesis nula no es que la comunidad no tiene estructura o es completamente aleatoria, sino que la estructura de la comunidad es aleatoria con respecto al mecanismo que haya sido probado (Gotelli, 2001). Diversos estudios de simulación se han utilizado para evaluar directamente el desempeño de varios modelos nulos en la medición de modelos de coexistencia de especies (e.g. Buckley *et al.*, 2003) y para medir la estructura filogenética de las comunidades. Sin embargo, no se han evaluado, cuantitativamente, los efectos de los modelos nulos sobre las estimaciones de las mismas (Kembell y Hubell, 2006).

Dado que las pruebas de coexistencia son muy sensibles a la variación en las frecuencias de ocurrencia de las mismas, los totales de filas deben ser preservados como una restricción en el modelo nulo. Además, dicho modelo podría conservar los totales de filas observadas, filas permitidas para ser equiprobables, o conjunto de probabilidades proporcionales a los totales de filas observados (Gotelli, 2000). Se requiere de exámenes sistemáticos de varios modelos nulos para determinar cómo la violación de las asunciones de los modelos nulos contribuye a la obtención de modelos no aleatorios. Por otro lado los modelos nulos basados en análisis de mapas de distribución están limitados por la calidad de los datos recogidos y la taxonomía del grupo estudiado (Gotelli *et al.*, 1997).

### **Reglas de ensamblaje de las comunidades**

La idea de que existen reglas que determinan el ensamblaje de las comunidades fue inicialmente propuesta por Jared Diamond en su obra *Assembly of Species Communities*, publicada en 1975 y desde entonces, la identificación de vías y dinámica de desarrollo de las comunidades ha sido el objetivo central de los ecólogos encargados de su estudio (Decaëns *et al.*, 2008). Una pregunta fundamental en ecología es si dichas reglas determinan o no la estructura de las comunidades naturales. Se han descrito varias reglas de ensamblaje, como la hipótesis de la razón constante de peso o longitud (Dayan y Simberloff, 1994), la hipótesis de los estados favorecidos (Fox y Brown, 1993), la hipótesis de la proporcionalidad de gremios (Wilson, 1989), los modelos de anidamiento (Patterson y Atmar, 1986) y el principio de rasgo-asociaciones del ambiente (Keddy y Weiher, 1999).

Las reglas de ensamblaje permiten predecir cuál subconjunto de un grupo de especies de una región determinada puede resistir condiciones específicas y coexistir en un hábitat específico de dicha región (Pianka, 1999). Para ello, lo primero es registrar la presencia o

ausencia de las especies en un hábitat y, posteriormente, a partir de los datos de presencia determinar la abundancia (Andraca, 2010). Así, dicho hábitat también actúa como filtro, pero en este caso sobre los atributos, y elimina (por selección natural) aquellos conjuntos de atributos que no son aptos para ese ambiente. Las especies que sobreviven al filtro son las que formarán la comunidad (Keddy, 1992).

El hecho de que la composición de especies de una comunidad se rige por reglas deterministas que caracterizan su "ensamblaje" (Diamond, 1975; Case y Diamond, 1986) ha constituido un tema muy extendido en la ecología de comunidades. Estas reglas enfatizan en la importancia de las interacciones interespecíficas para la determinación de las especies que se encuentran en un conjunto determinado (Drake, 1990). La importancia y cumplimiento de las reglas de ensamblaje han sido ampliamente debatidos. Varios autores han defendido la importancia de la explotación de los recursos (Diamond, 1975), las jerarquías competitivas (Gilpin *et al.*, 1986) y los efectos de prioridad (Drake, 1991) para la elaboración de dichas reglas (Gotelli *et al.*, 1997). Sin embargo, también reconocen que las afinidades de hábitat son componentes importantes de la distribución de las especies y deben ser incorporados en los modelos de coexistencia.

Diamond (1975) sugirió que distribuciones exclusivas de especies como las distribuciones tablero son indicativas de las reglas de ensamblaje. Por su parte, Fox y Brown (1993) utilizaron el criterio de "favorecido" y "desfavorecido" para identificar las combinaciones particulares de los grupos funcionales en sus análisis de la coexistencia de las especies de roedores. El concepto de "distribuciones tablero" fue discutido por Diamond (1975) en un trabajo que lanzó la polémica sobre el ensamblaje de especies. Así, en el estudio de la avifauna del archipiélago de Bismarck, dedujo siete reglas de ensamblaje de especies que afirmaron la existencia de ciertos modelos y combinaciones "permisibles" de especies. Esto se basó en el argumento de que el modelo de distribución más simple que pueda ser buscado como posible evidencia de la exclusión competitiva es una distribución tablero (Stone y Roberts, 1990).

Aunque Connor y Simberloff (1979) observaron que algunas de las reglas de Diamond (1975) son tautológicas, otras pueden ser operativas mediante el uso de un índice de coexistencia adecuado, donde se especifique, *a priori*, el modelo esperado a partir de las reglas de Diamond (1975). Gran parte de la controversia en torno a las reglas de ensamblaje

se ha dirigido hacia el análisis estadístico de las distribuciones tablero y la detección de modelos comunitarios no aleatorios. El número de distribuciones tablero y el número de combinaciones de especies son los más relevantes para el desarrollo histórico de las ideas sobre los ensambles de comunidades (Gotelli, 2000). También el anidamiento y la segregación de especies coexistentes son modelos comúnmente detectados en metacomunidades (Leibold y Mikkelsen, 2002; Almeida-Neto *et al.*, 2007). Estos modelos se expresan en matrices de presencia-ausencia, en estas las filas representan las especies y las columnas los sitios o muestras. Los datos que se introducen en la matriz indican la presencia (1) o ausencia (0) de las especies en cada sitio (McCoy y Heck, 1987).

Se ha demostrado que la coexistencia de especies, medida para una variedad de grupos taxonómicos en muchas escalas espaciales, es por lo general menos de lo esperado por casualidad (Dunson y Travis, 1991). Se necesitan más investigaciones para dilucidar el funcionamiento detallado de las reglas de ensamblaje en comunidades específicas y determinar en qué medida los factores abióticos e históricos refuerzan o debilitan los modelos de coexistencia de especies.

### **Modelos de anidamiento**

La hipótesis del subgrupo anidado plantea que las comunidades que habitan en archipiélagos o en sistemas fragmentados exhiben una estructura de nido o nidada, en la cual las especies presentes en sitios empobrecidos, constituyen un subconjunto no aleatorio de las biotas de áreas con mayor riqueza específica (Atmar y Patterson, 1986; Patterson, 1987). Este método no asume que la competencia interespecífica es el factor causante de la estructura no aleatoria de las comunidades, y ha sido más comúnmente observado en sistemas influenciados por las fuerzas de extinción local que en archipiélagos sometidos a procesos de colonización. Según Ulrich *et al.* (2009), el anidamiento es un modelo de coexistencia de especies intrínsecamente relacionado con el grado de agregación de las mismas.

Feeley (2003) expresa que entre los posibles factores determinantes del grado de anidamiento de una comunidad están el área, aislamiento o la elevación, como características de las islas y el tamaño corporal o la densidad poblacional, como caracteres asociados a las especies. El anidamiento en ensambles de especies que pertenecen a un mismo gremio o grupo funcional depende de las relaciones ecológicas entre las especies, lo

que conduce a que algunas especies estén más limitadas en su distribución y más especializadas en sus requerimientos ecológicos (O'connell y Bolger, 1997).

Aunque fue descubierto en comunidades de islas y archipiélagos, el anidamiento también existe en sistemas de tierra firme, particularmente dentro de los paisajes fragmentados (Summerville *et al.*, 2002). En general, el nivel de anidamiento es más alto en las islas continentales (islas derivadas de continentes) y en fragmentos de hábitat (ambos, sistemas donde domina más la extinción que la colonización) que sobre islas oceánicas verdaderas (islas emergidas) (Lázaro *et al.*, 2005). Además, 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).

Por convención, en una matriz de presencia-ausencia las especies con mayor distribución se ordenan de arriba a abajo en las filas, en sentido que disminuya la representatividad de las mismas en los fragmentos; y los fragmentos se colocan en las columnas de izquierda a derecha, en orden decreciente de riqueza de especies (Atmar y Patterson, 1993). Las matrices de presencia-ausencia contienen dos niveles de información: especifican qué especies se encuentran en cada sitio y reflejan la mejor adecuación de los sitios en estudio (Patterson y Atmar, 2000).

Según Moore y Swihart (2007), en un sistema perfectamente anidado, cualquiera de las especies presentes en un sitio determinado se encuentra en todos los sitios con la riqueza de especies iguales o mayores, y cualquier especie ausente de un sitio en particular estará ausente de todos los sitios de menor riqueza específica. Las condiciones para el desarrollo de la estructura anidada incluyen que: 1) Las especies y lugares que se comparan deben tener una historia biogeográfica común, 2) expuestos a condiciones ecológicas similares, y 3) en un nicho deben existir relaciones jerárquicas entre las especies (Patterson y Brown, 1991).

El análisis de anidamiento ha sido una herramienta ecológica ampliamente utilizada para describir los modelos de coexistencia de las especies y sus mecanismos principales de funcionamiento. Basado en lo anterior, Ulrich *et al.* (2009) plantean que dicho análisis

comprende tres pasos fundamentales:

1. Cálculo de la medida que cuantifica el grado de anidamiento de las comunidades.
2. Comparación con el modelo nulo adecuado para evaluar la significación estadística de dicha medida.
3. Deducción o inferencia del mecanismo que generó el modelo de anidamiento en cuestión.

Existen diversas formas de determinar el grado de anidamiento de las comunidades. Todas tienen el propósito de cuantificar en qué magnitud un arreglo de presencias y ausencias de especies se aproxima o se aleja de un modelo perfectamente anidado (Andraca, 2010).

Algunas de las medidas empleadas para el cálculo del grado de anidamiento son la Temperatura de la matriz (T), definida por Atmar y Patterson (1993) (designada, específicamente, para el estudio de floras y faunas insulares), y el índice ARSD (medida de anidamiento basada en el relleno superpuesto y decreciente), definido por Almeida-Neto *et al.* (2008). Este último es más apropiado para estudiar las tramas ecológicas formadas por especies que interactúan (e.g. interacción plantas-polinizadores, plantas-herbívoros, hospederos-parásitos). Según Patterson y Atmar (2000), T evalúa los grados de anidamiento simultáneamente a través de especies y lugares.

Cuatro hipótesis pueden explicar los modelos de distribución anidada de especies: (1) el muestreo pasivo, (2) la extinción selectiva, (3) la colonización selectiva y (4) el anidamiento de hábitats (Calmé y Desrochères, 1999). El mismo autor afirma que en el muestreo pasivo las especies abundantes tienen mayor probabilidad de ser muestreadas que las raras. Las especies comunes o abundantes aparecerán en la mayoría de las muestras, mientras que las especies raras lo harán principalmente en las muestras mayores. No obstante, varios autores afirman que los datos deben ser probados para el muestreo pasivo antes que para otras hipótesis (e.g. Andrén, 1994; Worthen, 1996; Worthen *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 1998). La segunda hipótesis se basa en la suposición de que en los sistemas que experimentan pérdida de especies o “relajación”, éstas desaparecen de los sitios en una secuencia predecible, sin sustitución por colonizadores cercanos. De hecho, las especies con grandes requerimientos de un área mínima o especies que se encuentran en poblaciones pequeñas, tienen mayores riesgos de extinción (Connor y McCoy, 1979; Simberloff y Levin, 1985). La hipótesis de la extinción selectiva predice que el área es el factor principal que explica la

presencia de las especies (Lomolino *et al.*, 1989). Por otro lado, de acuerdo con la hipótesis de la colonización selectiva, las diferencias en la capacidad de dispersión de las especies llevarán a que los dispersores fuertes ocupen la mayoría de los sitios, mientras que los dispersores pobres se encuentran sólo en los sitios donde las tasas de extinción son bajas (Cook y Quinn, 1995).

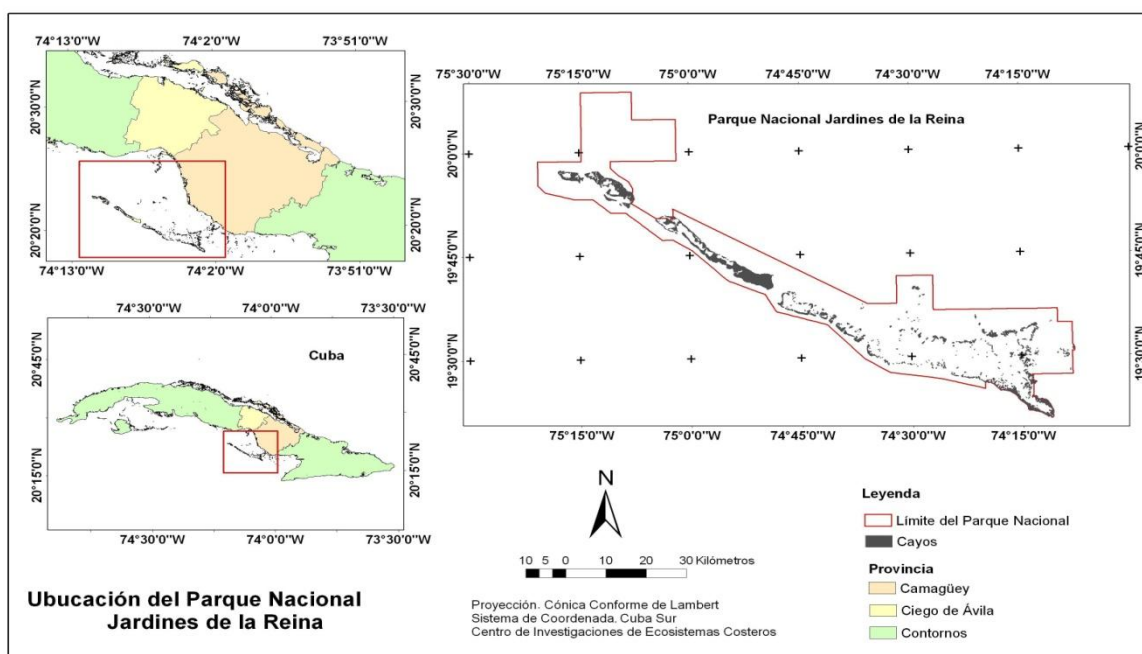
Según Cook y Quinn (1995), la dispersión diferencial o capacidad colonizadora genera modelos de anidamiento fuertes, por tanto las tasas globales de colonización deben ser lo suficientemente altas como para compensar rápidamente cualquier irregularidad en la distribución de las especies. Por esta razón, los modelos de anidamiento generados por colonización, deben ser más fuertes en conjuntos de especies que exhiben capacidades de dispersión altas. Finalmente, Feeley *et al.* (2007) plantea que las especies con bajas densidades poblacionales requieren de áreas grandes para satisfacer sus necesidades de recursos y así son más propensas a la extinción. La baja densidad poblacional puede deberse a la especialización de las especies por recursos espacial o temporalmente dispersos (Terborgh y Winter, 1980). En estos casos muchos parches de hábitat pueden ser muy pequeños para satisfacer las necesidades de recursos de dichas especies, lo que lleva a un alto riesgo de extinción local.

Calmé y Desrochères (1999) plantean que el anidamiento de hábitat es el proceso menos cuestionable para explicar anidamiento de especies de aves, ya que, a diferencia de la colonización o la extinción, no tiene en cuenta la dinámica de población o la historia de vida de las especies, sino que más bien apunta a la asociación entre las aves y sus hábitats. No obstante, Cook y Quinn (1995) encontraron que los ensambles de organismos con capacidad de dispersión fuertes como las aves presentan, por lo general, los modelos anidados de distribución más altos, lo cual es consistente con la hipótesis de la colonización selectiva.

## Materiales y Métodos

### Área de Estudio

El archipiélago de los Jardines de la Reina (AJR) se extiende por unos 360 km y ocupa toda la plataforma insular del SE de Cuba, entre la península de Ancón, Sancti Spíritus y cabo Cruz, Granma. El mismo abarca, aproximadamente, unos 661 cayos y cayuelos que incluyen los del golfo de Ana María, los cayos de las Doce Leguas (CDL) y hasta el Golfo de Guacanayabo, donde vierte su caudal el río Cauto. Los CDL son uno de los dos grupos más importantes del subarchipiélago, y en el año 2010 fue declarado Parque Nacional Jardines de la Reina (PNJR) (Fig.1).



**Figura 1.** Área de estudio de la estructura en anidamiento de los ensamblajes de aves del Parque Nacional Jardines de la Reina, provincias Ciego de Ávila y Camagüey, Cuba.

Esta área protegida se estableció por sus elevados valores naturales y paisajísticos, su extrema fragilidad ecológica y su alta diversidad biológica (Socarrás *et al.*, 2006). El mismo se ubica a 87 km al sur de la isla de Cuba, en el borde exterior de la plataforma insular. Está compuesto por muchos cayos, separados por canalizos pequeños. Entre los cayos más extensos están Caguama, Grande y Caballones. Los canales constituyen vías de intercambio entre el Mar Caribe y el golfo de Ana María (González *et al.*, 2006). El relieve terrestre se caracteriza, en la mayoría de los cayos, por la existencia de playas, dunas arenosas, lagunas litorales poco profundas y llanuras litorales muy bajas.

Los cayos del Parque Nacional Jardines de la Reina se caracterizan por el predominio de brisas costeras, la formación de tormentas eléctricas y lluvias en horas de la tarde. La extrema fragilidad de los mismos se debe, en gran medida, a que están sometidos a condiciones extremas como marejadas, vientos fuertes, alta evaporación e hidromorfismo intenso (González *et al.*, 2006). Matos *et al.* (2012) reconocen el deterioro de algunos ecosistemas frágiles (*i.e.* zonas de manglares muertos en algunos cayos), esto puede relacionarse con las variaciones en las condiciones climáticas del lugar, así como con afectaciones de fenómenos severos en todo el AJR.

El área presenta diversas formaciones vegetales como los manglares con predominio del mangle rojo (*Rizophora mangle*), el matorral xeromorfo costero sobre arena, y los complejos de vegetación de costa arenosa (CVCA) y rocosa (CVCR). Los bosques de mangle constituyen la formación vegetal más representativa del grupo insular y se manifiesta en sus diferentes variantes florísticas y fisonómicas. El matorral xeromorfo costero sobre arena presenta una mayor riqueza florística con respecto a la formación anterior. La riqueza es más baja en los CVCA y CVCR, donde se entremezclan elementos propios con algunos del matorral xeromorfo costero sobre arena (Parada y García-Quintas, 2012). También, se encuentran especies introducidas como: *Casuarina equisetifolia* (Casuarina), *Cocos nucifera* (Cocotero) y *Terminalia catappa* (Almendro de la India), producto de la incipiente antropización en algunos de los cayos. En general, existe un elevado potencial florístico, representado por 32 familias de plantas vasculares, 81 géneros y 97 taxones infragenéricos; de los cuales, solamente el 3 % son endémicas.

### **Avifauna del Parque Nacional Jardines de la Reina**

En general, la avifauna del AJR ha sido poco estudiada en comparación con otros cayos cubanos (Parada y García-Quintas 2012). Pocos trabajos (*e.g.* Socarrás *et al.*, 2000; Parada y Arias, 2005; Socarrás *et al.*, 2006) han contribuido a incrementar los inventarios y actualizar la distribución de las aves de la región. Recientemente, Parada y García-Quintas (2012) compilaron y actualizaron las investigaciones de aves en el área.

Dicha avifauna está compuesta por 15 órdenes, 34 familias, 75 géneros y 111 especies, lo que representa un 88,2, 89,5, 93,7 y 93,2 % de lo referido para el AJR por Parada y García-Quintas (2012). Los órdenes más representados son Passeriformes (45 sp.), Charadriiformes (20 sp.) y Pelecaniformes (12 sp.). Siete taxones son endémicos, y

comprenden un género (*Xiphidiopicus*), una especie (*Buteogallus gundlachi*) y cinco subespecies. De estos, tres presentan distribución nacional y otras cuatro local. En el área hay presentes tres especies con categoría de Casi Amenazadas (NT), de acuerdo con los criterios de Birdlife International (2012): *Egretta rufescens*, *B. gundlachi* y *Patagioenas leucocephala*. En cuanto a las categorías de permanencia, existen 29 especies residentes permanentes, 17 residentes bimodales, 24 residentes invernales, 10 residentes de verano, 30 transeúntes y 1 casual (*Chordeiles minor*). Según las categorías de abundancia, hay seis especies consideradas abundantes, así como 17 comunes, 34 poco comunes, 31 raras, 22 muy raras y 1 casual (Parada y García-Quintas, 2012).

### **Obtención de datos para la construcción de las matrices de presencia-ausencia**

Se utilizó la lista de las especies presentes en el área publicada por Parada y García-Quintas (2012), y la información obtenida a partir de varios trabajos de campo en tres cayos del Parque Nacional Jardines de la Reina (*i.e.* cayos Grande, Anclitas y Caguama). Esto permitió confeccionar la lista de especies de aves presentes en los cayos estudiados.

### **Construcción de las matrices de datos de presencia-ausencia**

Los datos de presencia-ausencia de las especies se utilizaron para la construcción de una matriz de incidencia. En ésta, las filas representaron las especies y las columnas los cayos. Las presencias y ausencias de las especies en las matrices fueron representadas por 1 y 0, respectivamente. Las especies de mayor distribución se colocaron en las filas superiores (en orden decreciente), y los cayos en las columnas, ordenados de izquierda a derecha en orden decreciente según la riqueza de especies. Se desecharon dos especies (*i.e.* *Tringa solitaria* y *Caprimulgus carolinensis*) del estudio por no tener especificados sus sitios de distribución en la literatura consultada.

Se utilizaron tres criterios de clasificación en gremios tróficos para evaluar el grado de anidamiento de los ensamblajes de aves por gremio. El propuesto por Kirkconnell *et al.* (1992), (Tabla I) por ser el más generalizado en Cuba, la variante III, propuesta por Andraca (2010) (la más parsimoniosa para simplificar la agrupación general de especies en gremios tróficos) a partir del criterio anterior (Tabla II) y el criterio de Pizarro *et al.* (2012), más simple en comparación con los dos anteriores, pero con mayor actualización (Tabla III). Las especies no incluidas, explícitamente, en la variante de Kirkconnell, fueron clasificadas en los gremios tróficos existentes a partir de la información sobre su alimentación, contenida en

Garrido y Kirkconnell (2011). Además, en el criterio de Pizarro *et al.* (2012), se estableció *a priori* un gremio trófico nuevo (Insectívoro-frugívoro). El mismo, fue creado por la necesidad de clasificar un grupo de especies que no pertenecían al resto de los gremios y que estaban incluidas en el análisis de anidamiento. Posteriormente, se construyó una matriz de presencia-ausencia por gremio trófico de los tres criterios de clasificación. Estas matrices se construyeron y organizaron de igual forma que la matriz general de presencia-ausencia.

**Tabla I.** Sistema de clasificación en gremios tróficos propuesto por Kirkconnell *et al.* (1992) para las aves cubanas.

Tipo de alimento	Lugar donde lo toman	Forma de tomarlo	Ejemplos típicos	
<b>Gremios terrestres</b>				
Insectívoro	de tronco	por espiguelo	Bijirita Trepadora, Bijirita del Pinar	
		perforador	Carpinteros	
	de follaje	por espiguelo	Canario de Manglar, <i>Vermivora sp.</i> , <i>Setophaga trigrina</i> , <i>S. striata</i> , <i>Parula americana</i> , <i>Vireo spp.</i>	
			<i>Setophaga dominica</i> , <i>S. caerulescens</i> , <i>S. discolor</i> , Caretica, Pechero y Chillina	
	de tronco y follaje	por espiguelo		
	de suelo	con picoteo de estoque	Garza Ganadera	
		con picoteo	<i>Charadrius vociferus</i> , Sabanero, Señorita de Monte	
	de suelo y agua			Señorita de Manglar
			de percha con revoloteo y persecución	Candelita, Rabuíta, Sinsontillo, Monjita
	de suelo y follaje	con picoteo y espiguelo	<i>S. palmarum</i> , <i>S. coronata</i>	
	de suelo y tronco	perforador	Carpintero Escapulario y Churroso	
			de percha	Bobito Chico, Bobito de Bosque, pitirres
	aéreo			Querequeté, vencejos y golondrinas
aéreo nocturno			Guabairos	
		de percha	Tocororo	

Insectívoro frugívoro		de percha con vuelo colgado	Pedorrera, Ruiseñor
		con picoteo y espiguelo	Sinsonte, Zorzal Gato, Judío, Totí, Hachuela, Arrierito
	de follaje	por espiguelo	Solibio, cardenal, Degollado, Turpial
	De suelo	revolvedor	Zorzal Real
Nectarívoro insectívoro		con vuelo cernido	Zunzún, Zunzuncito
Frugívoro nectarívoro			Aparecido de San Diego
Granívoro	de suelo		<i>Zenaida</i> sp., palomas terrestres
Frugívoro granívoro			Torcazas, Cotorra y Catey
Frugívoro			Cabrero
Granívoro	de suelo y follaje		Tomeguines y negritos
Granívoro insectívoro	de suelo y follaje	Con picoteo y espiguelo	Mayitos, Vaquero, Gorrión, Azulejo, Mariposo, Cabrerito de la Ciénaga
Depredador	Aéreo		Falconiformes (Mayoría)
		Nocturno	Lechuza, Siguapa, Cáрабо, Sijú de Sabana
	de percha		Sijú Cotunto y Sijú Platanero
	depredador de insectos y pequeños vertebrados		Arriero
Cancrívoro			Guanabá Real, Gavilán Batista
Malacófago			Guareao, Gavilán Caracolero, Caguarero
Omnívoro			Grulla, Cao Montero y Cao Pinalero
Necrófago			Aura Tiñosa y Caraira

#### Gremios acuáticos

Carnívoro	Acuático	con picoteo de estoque	Garzas
		con picoteo no superficial	Cocos
		de superficie	Galleguito, Gallego, Gaviota Monja y Monja Prieta, Gaviota Boba.
			Pelícano, <i>Sula</i> ,

		con vuelos en picada	<i>Phaeton</i> , Guincho, Gaviotica, Gaviota Real, y Gaviota Real Grande
Carnívoro fitófago		con picoteo no superficial	Sevilla
Fitófago carnívoro		con picoteo	Gallareta Azul y Pico Colorado, Gallinuela Oscura
Carnívoro fitófago		buceador	Gallarea de pico blanco, zaramaguyones
Filtrador			Flamenco
	de superficie		Patos de la Florida, Pescuecilargo, de Bahamas, Cuchareta y Huyuyo
	buceador		<i>Ahytya</i> spp. y <i>Oxyura</i> sp., <i>Nomonyx</i>
Carnívoro	de orilla	con picoteo	<i>Calidris</i> sp., <i>Charadrius wilsonia</i> , <i>C.semipalmatus</i> , <i>Actitis</i> , Pluvial, <i>Arenaria</i>
		con picoteo no superficial	<i>Tringa</i> , <i>Himantopus</i> , <i>Limnodromus</i> , Gallinuela de Manglar, <i>R. elegans</i> , <i>Jacana</i>
Piscívoro		de percha buceador	Martín Pescador
		buceador	Corúas

**Tabla II.** Sistema de clasificación en gremios tróficos propuesto por Andraca (2010) (variante tres) para las aves cubanas, a partir de la clasificación de Kirkconnell *et al.* (1992).

Kirkconnell <i>et al.</i> (1992)	Siglas	Andraca (2010)-Variante 3	Siglas
Insectívoro de tronco por espiguelo	ITE	Insectívoro terrestre	IT
Insectívoro de tronco perforador	ITP		
Insectívoro de follaje por espiguelo	IFE		
Insectívoro de tronco y follaje por espiguelo	ITFE		
Insectívoro de suelo con picoteo de estoque	ISPE		
Insectívoro de suelo con	ISP		

picoteo			
Insectívoro de suelo y agua con picoteo	ISAP		
Insectívoro de suelo y tronco perforador	ISTP		
Insectívoro de suelo y follaje con picoteo y espiguelo	ISFPE		
Insectívoro de percha con revoloteo y persecución	IPRP		
Insectívoro de percha	IP		
Insectívoro aéreo	IA	Insectívoro aéreo	IA
Insectívoro aéreo nocturno	IAN		
Insectívoro frugívoro de percha	I-FP	Insectívoro frugívoro de follaje	I-FF
Insectívoro frugívoro de percha con vuelo colgado	I-FPVC		
Insectívoro frugívoro de follaje por espiguelo	I-FFE		
Insectívoro frugívoro con picoteo y espiguelo	I-FPE	Insectívoro frugívoro de suelo	I-FS
Insectívoro frugívoro de suelo revolador	I-FSR		
Nectarívoro insectívoro con vuelo cernido	N-IVC	Nectarívoro insectívoro	N-I
Frugívoro nectarívoro	F-N	Frugívoro	F
Granívoro de suelo	GS	Granívoro	G
Granívoro de suelo y follaje	GSF		
Frugívoro	F	Frugívoro	F
Frugívoro granívoro	F-G		
Granívoro insectívoro de suelo y follaje con picoteo y espiguelo	G-ISFPE	Granívoro	G
Depredador aéreo	DA		
Depredador aéreo nocturno	DAN		
Depredador de percha nocturno	DPN	Depredador	D
Depredador de insectos y pequeños vertebrados	DIPV		
Cancrívoro	C	Cancrívoro	C
Malacófago	M	Malacófago	M
Omnívoro	O	Omnívoro	O
Necrófago	N	Necrófago	N
Carnívoro acuático con picoteo de estoque	CAPE		
Carnívoro acuático con picoteo no superficial	CAPNS		
Carnívoro acuático de superficie	CAS	Carnívoro	CAR
Carnívoro acuático con vuelos	CAVP		

en picada			
Carnívoro fitófago acuático con picoteo no superficial	C-FAPNS	Carnívoro fitófago	C-F
Fitófago carnívoro con picoteo	F-CP		
Carnívoro fitófago buceador	C-FB		
Filtrador	FIL	Filtrador	FIL
Filtrador de superficie	FS		
Filtrador buceador	FB		
Carnívoro de orilla con picoteo	COP	Carnívoro	CAR
Carnívoro de orilla con picoteo no superficial	COPNS		
Piscívoro de percha buceador	PPB		
Piscívoro buceador	PB		

**Tabla III.** Sistema de clasificación propuesto por Pizarro *et al.* (2012) para las aves de la Reserva de la Biosfera Cabo del Horno, Chile, y su comparación con los criterios de Kirkconnell *et al.* (1992) y Andraca (2010).

Siglas Kirkconnell <i>et al.</i> (1992)	Siglas Andraca (2010) -Variante 3	Pizarro <i>et al.</i> (2012)	Siglas
ITE	IT	Insectívoro	I
ITP			
IFE			
ITFE			
ISPE			
ISP			
ISAP			
ISTP			
ISFPE			
IPRP			
IP			
IA			
IAN	I-FF	Insectívoro	I
I-FP			
I-FPVC	I-FS	Frugívoro	F
I-FFE			
I-FPE			
I-FSR	N-I	Granívoro	G
N-IVC			
F-N	F	Frugívoro	F
F			
F-G			
GS	G	Granívoro	G
GSF			

G-ISFPE			
DA			
DAN			
DPN			
DIPV			
C	D	Carnívoro -Necrófago	CC
M	C		
N	M		
CAPE	N	Necrófago	CA
CAPNS			
CAS			
CAVP			
COP			
COPNS	CAR	Piscívoro	P
PPB			
PB			
FIL			
FS	FIL		
FB			
C-FAPNS		Carnívoro- necrófago	CC
F-CP			
C-FB	C-F	Piscívoro	P

\*Gremio trófico creado (no existente en la clasificación original).

### Evaluación del grado de anidamiento

El grado de anidamiento de las matrices se calculó mediante la Temperatura de la matriz y el índice ARSD. La T se utilizó para facilitar la comparación de los resultados con los obtenidos en muchos trabajos previos, dado el uso extendido de T en los estudios de anidamiento. El índice ARSD también calcula de forma independiente el grado de anidamiento entre filas y columnas, lo que permite la evaluación del anidamiento entre sitios y/o entre especies (Almeida-Neto *et al.*, 2008).

El cálculo del grado de anidamiento se realizó mediante el programa ANINHADO 3.0.3 (Guimarães y Guimarães, 2006). Se emplearon los cuatro modelos nulos predeterminados en dicho programa para comparar el valor observado de anidamiento con los simulados por los modelos nulos. Estos modelos fueron:

(1) ER: Los datos de presencia son asignados al azar en cualquier celda de la matriz.

(2) CE: La probabilidad de que una celda  $a_{ij}$  muestre una presencia es  $\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R}\right)/2$ , donde

$P_i$  y  $P_j$  son los totales de presencias en la fila  $i$  y columna  $j$ , respectivamente.  $C$  y  $R$  corresponden al número de columnas y filas de la matriz, respectivamente.

(3) COL: Los datos de presencia son asignados al azar dentro de las columnas.

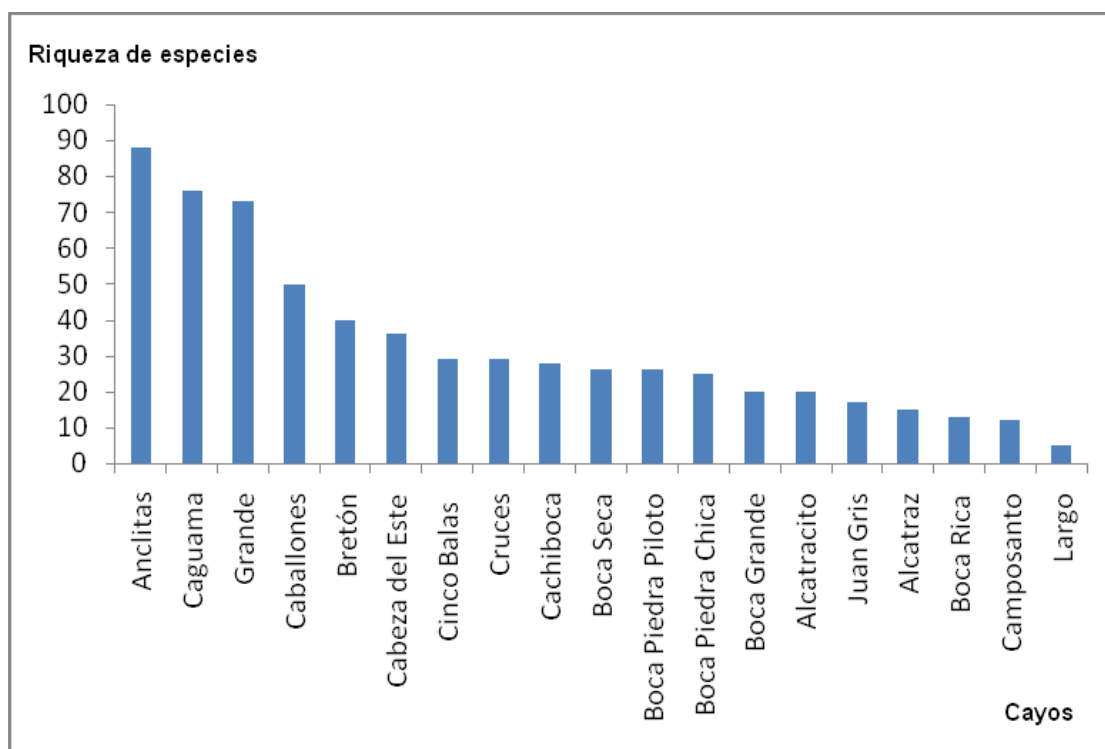
(4) LI: Los datos de presencia son asignados al azar dentro de las filas.

Se realizaron 1 000 iteraciones para cada modelo nulo. Se utilizaron, solamente, las matrices con más de cinco especies por gremio; las restantes, fueron consideradas muy pequeñas y que potencialmente podrían sesgar el análisis de anidamiento.

## Resultados

### **Características de la avifauna en el área de estudio**

En los 19 cayos trabajados dentro del Parque Nacional Jardines de la Reina se registraron 111 especies de aves, lo cual representó el 93,2 % de las especies registradas en todo el AJR. Los cayos Anclitas, Caguama y Grande presentaron los mayores valores de riqueza específica con 88, 76 y 73 especies, respectivamente (Fig. 2). Las especies con mayor distribución fueron la Paloma Aliblanca (*Zenaida asiatica*) y el Canario de Manglar (*Setophaga petechia*), ambas presentes en 18 de estos cayos. El resto de las especies se encontraron en un rango de 1 a 17 cayos.



**Figura 2.** Riqueza de especies de aves registradas en 19 cayos del Parque Nacional Jardines de La Reina, provincias Ciego de Ávila y Camagüey, Cuba.

### **Matrices de presencia-ausencia de especies**

De los sistemas de clasificación utilizados, el de mayor número de gremios tróficos con cinco o más especies fue el de Kirkconnell *et al.* (1992), con 7 de los 33 originales, seguido por la variante III de Andraca (2010) con 6 gremios de los 15 propuestos y solamente 4 en el caso de Pizarro *et al.* (2012) (Tabla IV). En el primer criterio los gremios tróficos más representados fueron Carnívoro acuático con picoteo de estoque y Carnívoro de orilla con

picoteo, con ocho especies cada uno. En el criterio de Andraca (2010) los gremios más ricos en especies fueron el Carnívoro e Insectívoro terrestre con 34 y 21 especies respectivamente y en el tercer criterio de clasificación los gremios Insectívoro y Piscívoro fueron los de mayor riqueza con 37 y 33 especies, respectivamente.

**Tabla IV.** Clasificación, por gremio trófico, de las especies de aves de 19 cayos del Parque Nacional Jardines de la Reina, provincias Ciego de Ávila y Camagüey, Cuba, según tres criterios de clasificación.

<b>Especie</b>	<b>Kirkconnell <i>et al.</i> (1992)</b>	<b>Variante III de Andraca (2010)</b>	<b>Pizarro <i>et al.</i> (2012)</b>
<i>Mniotilta varia</i>	Insectívoro de tronco por espiguelo	Insectívoro terrestre *	Insectívoro *
<i>Helmitheros vermivorum</i>			
<i>Protonotaria citrea</i>			
<i>Oreothlypis peregrina</i>			
<i>Icteria virens</i>			
<i>Sphyrapicus varius</i>	Insectívoro de tronco perforador		
<i>Setophaga petechia</i>	Insectívoro de follaje por espiguelo *		
<i>Vireo altiloquus</i>			
<i>Setophaga americana</i>			
<i>Vireo olivaceus</i>			
<i>Setophaga tigrina</i>			
<i>Vireo griseus</i>			
<i>Setophaga discolor</i>	Insectívoro de tronco y follaje por espiguelo *		
<i>Setophaga caerulescens</i>			
<i>Geothlypis trichas</i>			

<i>Setophaga dominica</i>			
<i>Setophaga castanea</i>			
<i>Setophaga fusca</i>			
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Insectívoro de suelo y agua con picoteo		
<i>Seiurus aurocapilla</i>			
<i>Xiphidiopicus percussus</i>	Insectívoro de suelo y tronco perforador		
<i>Setophaga palmarum</i>	Insectívoro de suelo y follaje con picoteo y espiguelo		
<i>Setophaga ruticilla</i>	Insectívoro de percha con revoloteo y persecución		
<i>Setophaga citrina</i>			
<i>Tyrannus dominicensis</i>			
<i>Tyrannus caudifasciatus</i>	Insectívoro de percha		
<i>Myiarchus sagrae</i>			
<i>Contopus caribaeus</i>			
<i>Contopus virens</i>			
<i>Chordeiles gundlachii</i>			
<i>Hirundo rustica</i>			
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	Insectívoro aéreo *		
<i>Progne cryptoleuca</i>			
<i>Petrochelidon fulva</i>			
<i>Chordeiles minor</i>			

<i>Chlorostilbon ricordii</i>	Nectarívoro insectívoro con vuelo cernido	Nectarívoro insectívoro	
<i>Piranga olivacea</i>	Insectívoro frugívoro de follaje por espiguelo	Insectívoro frugívoro de follaje	Insectívoro/frugívoro *
<i>Pheucticus ludovicianus</i>			
<i>Piranga rubra</i>			
<i>Icterus galbula</i>			
<i>Icterus melanopsis</i>			
<i>Dumetella carolinensis</i>	Insectívoro frugívoro con picoteo y espiguelo	Insectívoro frugívoro de suelo *	
<i>Crotophaga ani</i>			
<i>Mimus polyglottos</i>			
<i>Coccyzus minor</i>			
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	Insectívoro frugívoro de suelo revolvedor		
<i>Turdus plumbeus</i>			
<i>Catharus ustulatus</i>			
<i>Catharus minimus</i>			
<i>Catharus fuscescens</i>	Frugívoro granívoro	Frugívoro	Frugívoro
<i>Patagioenas leucocephala</i>			
<i>Patagioenas squamosa</i>	Granívoro de suelo	Granívoro *	Granívoro *
<i>Zenaida asiatica</i>			
<i>Zenaida macroura</i>			
<i>Columbina passerina</i>			
<i>Zenaida aurita</i>			

<i>Geotrygon montana</i>			
<i>Tiaris olivaceus</i>	Granívoro de suelo y follaje		
<i>Quiscalus niger</i>	Granívoro insectívoro de suelo y follaje con picoteo y espiguelo		
<i>Agelaius humeralis</i>			
<i>Passerina cyanea</i>			
<i>Passerina caerulea</i>			
<i>Pandion haliaetus</i>	Depredador aéreo	Depredador *	Carnívoro necrófago *
<i>Falco columbarius</i>			
<i>Falco peregrinus</i>			
<i>Buteo jamaicensis</i>			
<i>Tyto alba</i>			
<i>Asio dominguensis</i>			
<i>Coccyzus americanus</i>	Depredador de insectos e invertebrados pequeños		
<i>Buteogallus gundlachi</i>	Cancrívoro	Cancrívoro	
<i>Nyctanassa violacea</i>			
<i>Anas discors</i>	Filtrador de superficie	Filtrador	
<i>Mergus serrator</i>			
<i>Cathartes aura</i>	Necrófago	Necrófago	Necrófago
<i>Ardea alba</i>	Carnívoro acuático con picoteo de estoque *	Carnívoro *	Piscívoro *
<i>Ardea herodias</i>			
<i>Butorides virescens</i>			
<i>Egretta tricolor</i>			

<i>Egretta rufescens</i>			
<i>Egretta caerulea</i>			
<i>Egretta thula</i>			
<i>Bubulcus ibis</i>			
<i>Eudocimus albus</i>	Carnívoro acuático con picoteo no superficial		
<i>Leucophaeus atricilla</i>	Carnívoro acuático de superficie		
<i>Thalasseus maximus</i>			
<i>Pelecanus occidentalis</i>			
<i>Fregata magnificens</i>			
<i>Sternula antillarum</i>	Carnívoro acuático con vuelo en picada *		
<i>Sula leucogaster</i>			
<i>Sula dactylatra</i>			
<i>Hydroprogne caspia</i>			
<i>Charadrius wilsonia</i>			
<i>Arenaria interpres</i>			
<i>Calidris minutilla</i>			
<i>Actitis macularius</i>			
<i>Pluvialis squatarola</i>	Carnívoro de orilla con picoteo *		
<i>Charadrius semipalmatus</i>			
<i>Calidris mauri</i>			
<i>Calidris alba</i>			
<i>Charadrius vociferus</i>			

<i>Rallus longirostris</i>	Carnívoro de orilla con picoteo no superficial *		
<i>Tringa semipalmata</i>			
<i>Himantopus mexicanus</i>			
<i>Tringa melanoleuca</i>			
<i>Numenius phaeopus</i>			
<i>Limnodromus griseus</i>			
<i>Phalacrocorax auritus</i>	Piscívoro buceador		
<i>Anhinga anhinga</i>			
<i>Megaceryle alcyon</i>	Piscívoro de percha buceador		
<i>Platalea ajaja</i>	Carnívoro fitófago acuático con picoteo no superficial	Carnívoro fitófago	

\* Gremios tróficos utilizados para la construcción de matrices de presencia –ausencia de especies.

### **Grado de anidamiento de los ensamblajes de aves por gremio trófico**

Los valores de ARSD superaron en la mayoría de los casos los valores arrojados por los modelos nulos para los gremios tróficos considerados por cada variante (Tabla V), lo que manifestó la existencia de modelos de anidamiento en los ensamblajes que constituyeron dichos gremios. Solamente en cuatro de los gremios (COPNS, IA, ITFE, e I/F), no se cumplió lo anterior pues, al menos, uno de los modelos nulos tuvo un valor superior al de ARSD de la matriz de de datos.

**Tabla V.** Comparación entre el grado de anidamiento de los ensamblajes de aves de los gremios tróficos pertenecientes a tres sistemas de clasificación, y los valores correspondientes a cuatro modelos nulos [Media  $\pm$  DE (Mín-Máx)], en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. Cada modelo nulo posee 1 000 iteraciones.

<b>Gremios tróficos</b>	<b>T</b>	<b>ARS D</b>	<b>CE</b>	<b>COL</b>	<b>ER</b>	<b>LI</b>	<b>p*</b>
<b>Kirkconnell et al. (1992)</b>							
Carnívoro acuático con picoteo de estoque	7,81	79,54	60,85 $\pm$ 5,22 (42,98 – 77,48)	63,81 $\pm$ 3,00 (56,07 – 74,54)	52,11 $\pm$ 5,13 (35,23 – 68,95)	61,66 $\pm$ 4,68 (43,33 – 77,09)	
Carnívoro acuático de vuelo en picada	14,54	71,23	52,74 $\pm$ 6,85 (31,9 – 72,33)	41,74 $\pm$ 3,08 (33,32 – 53,32)	42,78 $\pm$ 5,62 (27,09 – 61,45)	61,09 $\pm$ 7,29 (29,76 – 76,65)	
Carnívoro de orilla con picoteo	5,18	44,70	35,28 $\pm$ 6,13 (15,54 – 52,83)	28,30 $\pm$ 2,64 (20,68 – 37,52)	26,72 $\pm$ 4,85 (12,03 – 42,79)	34,26 $\pm$ 4,01 (22,76 – 45,54)	
Carnívoro de orilla con picoteo no superficial	7,19	15,23	17,61 $\pm$ 5,95 (0 – 39,16)	11,74 $\pm$ 1,85 (6,45 – 17,07)	13,93 $\pm$ 5,65 (0 – 34,06)	9,29 $\pm$ 1,68 (2,42 – 13,62)	0,39(CE)
Insectívoro aéreo	16,78	33,91	36,38 $\pm$ 6,52 (13,4 – 55,87)	29,77 $\pm$ 2,63 (23,16 – 39,65)	30,60 $\pm$ 5,86 (10,89 – 47,42)	29,15 $\pm$ 3,44 (11,35 – 36,84)	0,65(CE)
Insectívoro de follaje con espiguelo	0,35	68,28	50,98 $\pm$ 6,80 (26,85 – 72,13)	43,68 $\pm$ 2,93 (35,57 – 54,54)	40,45 $\pm$ 6,25 (18,92 – 58,75)	59,27 $\pm$ 7,26 (30,71 – 76,48)	
Insectívoro de tronco y follaje con espiguelo	3,50	26,88	29,55 $\pm$ 6,59 (7,75 – 49,7)	17,86 $\pm$ 2,06 (12,32 – 23,69)	23,58 $\pm$ 6,00 (3,94 – 41,17)	23,64 $\pm$ 2,69 (10,43 – 29,06)	0,65(CE)
<b>Variante III, Andraca( 2010)</b>							
Carnívoro	10,84	81,83	48,70 $\pm$ 2,73 (42,03 – 58,45)	49,62 $\pm$ 2,04 (42,16 – 55,84)	37,90 $\pm$ 2,39 (29,68 – 45,64)	53,33 $\pm$ 1,57 (47,95 – 60,04)	
Depredador	7,85	40,49	29,14 $\pm$ 6,72 (8,03 – 56,67)	20,89 $\pm$ 2,69 (14,15 – 32,64)	22,16 $\pm$ 5,46 (5,56 – 38,28)	37,26 $\pm$ 2,47 (22,74 – 41,8)	
Granívoro	11,07	64,53	47,98 $\pm$ 6,11 (28,99 – 68,84)	34,27 $\pm$ 2,24 (27,45 – 40,84)	36,08 $\pm$ 4,78 (20,43 – 53,37)	61,80 $\pm$ 5,74 (41,83 – 78,27)	

Insectívoro aéreo	10,09	68,11	47,60 ± 4,55 (35,01 – 62,1)	48,97 ± 2,80 (39,14 – 58,72)	37,65 ± 4,05 (23,14 – 50,73)	49,64 ± 3,23 (39,28 – 60,71)	
Insectívoro-frugívoro de suelo	5,39	14,56	14,73 ± 4,51 (1,45 – 32,82)	12,19 ± 2,11 (4,35 – 16,33)	10,53 ± 3,90 (0 – 23,67)	6,19 ± 1,27 (1,93 – 9,82)	
Insectívoro terrestre	1,91	79,81	39,86 ± 4,18 (24,46 – 52,75)	44,55 ± 3,05 (35,27 – 53,14)	27,75 ± 3,04 (16,78 – 39,09)	41,83 ± 2,89 (32,88 – 52,27)	
<b>Pizarro et al. (2012)</b>							
Carnívoro-carroñero	2,89	38,00	22,34 ± 5,55 (6,95 – 39,31)	15,72 ± 2,79 (9,05 – 27,94)	9,71 ± 3,28 (1,62 – 24,06)	22,34 ± 5,13 (8,25 – 41,24)	
Granívoro	10,99	47,36	31,13 ± 5,69 (13,09 – 47,86)	21,03 ± 2,41 (14,95 – 29,26)	15,83 ± 4,12 (4,75 – 31,33)	34,98 ± 5,91 (19,8 – 53,65)	
Insectívoro	9,45	50,05	28,25 ± 3,18 (18,62 – 40,17)	20,73 ± 2,87 (12,09 – 30,39)	1,50 ± 2,07 (7,11 – 19,43)	25,96 ± 1,34 (20,98 – 31,75)	
Insectívoro/frugívoro	65,15	3,49	4,65 ± 2,35 (0 – 16,04)	1,73 ± 1,30 (0 – 4,84)	2,43 ± 1,47 (0 – 8,78)	0,54 ± 0,55 (0 – 2,15)	0,20 (CE, COL, RE, LI)
Piscívoro	14,68	64,58	36,44 ± 3,04 (27,24 – 45,36)	24,72 ± 3,07 (16,96 – 37,06)	16,90 ± 2,63 (10,08 – 26,22)	39,09 ± 1,74 (34,33 – 45,15)	
Matriz general	9,59	76,76	42,21 ± 1,59 (37,09 – 47,15)	45,50 ± 1,28 (41,42 – 49,56)	31,61 ± 1,24 (27,38 – 35,12)	44,16 ± 0,55 (42,68 – 45,88)	

CE, COL, ER, LI = modelos nulos; p = probabilidad de que el valor de anidamiento observado pertenezca a la distribución de valores simulados; \*= valores significativos (modelo nulo en los que se presentó); T = Temperatura de la matriz; ARSD = Anidamiento de relleno superpuesto y decreciente.

## Discusión

El Parque Nacional Jardines de la Reina incluye a los cayos de mayor tamaño y complejidad de hábitat de todo el archipiélago de los Jardines de la Reina y por eso posee los mayores valores de biodiversidad dentro del archipiélago Parada y García-Quintas (2012). Esta región forma parte de la Ruta o Corredor Migratorio de la Costa del Atlántico, lo cual incrementa la presencia de especies migratorias durante el período poco lluvioso en Cuba.

Las especies de mayor distribución en el PNJR (*Zenaida asiatica* y *Setophaga petechia*), poseen gran capacidad de dispersión y pueden considerarse como colonizadores fuertes. La amplia distribución de la Paloma Aliblanca, que no se encuentra dentro de ninguno de los órdenes más abundantes, puede deberse a un muestreo pasivo, ya que las especies más abundantes son más propensas a ser detectadas que las raras (Calmé y Desrochères, 1999). Además, según Patterson *et al.* (1996), existen especies más abundantes que otras en ensamblajes locales y éstas tienden a tener mayor incidencia en los ensamblajes vecinos. Esto podría explicar que dicha paloma se encontrara en la mayoría de los cayos del área. El Canario de Manglar es una especie considerada como residente permanente muy abundante en todo el territorio donde existe un gran predominio del ecosistema de manglar, que constituye el hábitat que más explota esta especie.

Los mayores números de especies de aves, generalmente se corresponden con los cayos de mayor extensión superficial, debido a que poseen mayor disponibilidad de hábitats que los restantes cayos del subarchipiélago, y pueden albergar un gran número de individuos y especies. Esto se corresponde con la mayor complejidad estructural de la vegetación que poseen los cayos más extensos y en consecuencia una mayor disponibilidad de alimentos y sitios de refugio. Al respecto, Karr (1976) plantea que la heterogeneidad de los ambientes naturales es uno de los factores más importantes que contribuyen al aumento de la biodiversidad.

En los cayos Anclitas, Caguama y Grande se registraron las mayores riquezas de especies de aves. El primero, a pesar de no ser el cayo de mayor extensión, exhibe el mayor número de especies de aves, probablemente debido a la heterogeneidad de hábitats que presenta (Socarrás *et al.*, 2000). Además, este cayo fue uno de los más trabajados en los estudios

precedentes realizados, lo cual puede representar un sesgo del esfuerzo de muestreo con respecto al resto de los cayos.

### **Sistemas de clasificación en gremios tróficos**

El criterio con menor número de combinaciones de especies por gremio, fue el propuesto por Pizarro *et al.* (2012), ya que al poseer menor cantidad de gremios tróficos que los demás sistemas de clasificación, el número de especies por gremio fue mayor. Lo contrario ocurrió con el sistema de Kirkconnell *et al.* (1992), del cual solamente se utilizaron 7 de los 33 gremios tróficos propuestos, debido a que luego de conformarlos, muchos presentaban menos de cinco especies. Esto se explica por el grado de especificidad de dicho sistema de clasificación, que además de mostrar el tipo de alimento de las especies, las agrupa según la forma en que lo hacen. La necesidad de establecer un gremio trófico nuevo entre los propuestos por Pizarro *et al.* (2012), se debió a la gran cantidad de especies del área que se alimentaban de insectos y frutas, una estrategia adaptativa que les podría permitir un mayor éxito alimenticio en zonas con baja disponibilidad de recursos tróficos.

En el sistema de clasificación propuesto por Kirkconnell *et al.* (1992), la mayor representatividad de los gremios CAPE y COP puede deberse a la abundancia de aves acuáticas en la zona. Igualmente se destacaron los gremios tróficos CAR e IT, basados en lo planteado por Andraca en el 2010; por agruparse en el primero, los dos gremios de especies acuáticas del criterio anterior, así como otros que incluyen a las aves piscívoras y los restantes carnívoros aéreos propuestos en dicha clasificación. En el caso de IT, incluye a todos los insectívoros de suelo y follaje del criterio anterior, donde sobresalen las bijiritas, señoritas y otros passeriformes. En el sistema de clasificación de Pizarro *et al.* (2012), los gremios de mayor riqueza fueron el I, que agrupa a los propuestos como terrestres y aéreos en los sistemas anteriores, y el P, que incluye a los carnívoros aéreos. Este criterio es más general que el propuesto por Andraca en el 2010, y este último es más abarcador que el planteado por Kirkconnell *et al.* (2012).

### **Grado de anidamiento de los ensamblajes de aves por gremio trófico**

Almeida-Neto *et al.* (2008) resaltan la adecuación del uso del índice de ARSD para obtener mayor confiabilidad en la evaluación del anidamiento en diferentes escenarios ecológicos. En la mayoría de los gremios, la obtención de resultados de ARSD mayores que los simulados por los modelos nulos, indicó que en los ensamblajes de aves de dichos gremios

tróficos se cumple el principio del anidamiento. Esto también se cumplió para la matriz general, lo cual predice que la coexistencia dentro de la comunidad y de la mayoría de los gremios tróficos que la componen manifiestan una estructura en anidamiento, y no es producto de la estocasticidad. No obstante, para algunos gremios, se rechazó dicha hipótesis.

De los cuatro gremios tróficos que arrojaron resultados contradictorios a la hipótesis de anidamiento, los tres primeros (COPNS, IA e ITFE) pertenecen al sistema de clasificación de Kirkconnell *et al.* (1992). De ellos, COPNS e IA estuvieron compuestos, solamente, por especies acuáticas (zarapicos, cachiporras, golondrinas y gaviotas). Las mismas constituyen especies de gran movilidad, que abarcan distancias grandes en la búsqueda de alimentos. Por eso es de esperar la ausencia de anidamiento en los gremios que ellas conforman. El nivel de movilidad de estas especies puede conducir a que los mismos individuos puedan ser muestreados en varios cayos, especialmente si el muestreo ocurre en momentos diferentes.

El gremio trófico ITFE está compuesto totalmente por bijiritas, que son especies de passeriformes que utilizan hábitats de gran heterogeneidad, debido a la alta disponibilidad de recursos tróficos que poseen. Según Holmes y Recher (1986), la estructura en gremios varía de un sitio a otro en dependencia de características del hábitat como la estructura de la vegetación y la disponibilidad de alimentos. Cabe esperar entonces, que estas especies aparezcan con mayor abundancia en cayos más desarrollados geomorfológicamente y por ello su movilidad no incluya los cayos más homogéneos y de menor complejidad de hábitats. Esto podría conllevar al no cumplimiento del principio del anidamiento en este gremio trófico.

El último caso (I/F), constituyó el gremio trófico creado *a priori* en el criterio planteado por Pizarro *et al.* (2012), producto a las características específicas de las especies de aves que lo componen. Este gremio estuvo compuesto por tordos, cardenales, solibios y zorzales, con estatus de transeúntes y residentes invernales casi en su totalidad, por lo que solo se les encuentra de manera ocasional en estos cayos. Este gremio mostró una estructura no anidada, debido a que las especies que lo integraron poseen un alto grado de especialización y requieren de recursos tróficos muy particulares. Así serían abundantes en los cayos con alta disponibilidad trófica y estarían casi ausentes en los de poca extensión y

baja variabilidad florística, lo que eliminaría la probabilidad de que manifestaran modelos de anidamiento en los ensamblajes que constituyen.

Los tres gremios no anidados según el criterio de Kirkconnell *et al.* (1992) estaban conformados por seis especies solamente, mientras que el gremio trófico de la variante de Pizarro *et al.* (2012), estuvo constituido por 12 especies. Los primeros fueron los gremios con menor número de especies de todos los utilizados dentro de su sistema de clasificación, lo que aumentaría la probabilidad de la existencia de sesgos en el cálculo del anidamiento. Por otro lado I/F fue uno de los tres gremios tróficos con más baja riqueza de especies dentro de los propuestos por Pizarro *et al.* (2012). Los dos restantes gremios de este sistema de clasificación (Insectívoro y Piscívoro), estuvieron conformados por 33 y 37 especies respectivamente, y en comparación, el gremio I/F presentaría un patrón no anidado debido a su baja riqueza de especies.

En la variante III propuesta por Andraca (2010), todos los gremios utilizados manifestaron modelos de anidamiento significativos, pues ésta constituyó una clasificación intermedia entre la más específica (Kirkconnell *et al.*, 1992) y la más general (Pizarro *et al.*, 2012). Por ello, contenía gran cantidad de especies en sus gremios, pero no tantas como para llevar al desorden dado por la heterogeneidad de especies. Andraca (2010) expresa que la variante III, dentro de las cuatro que propuso, era la más parsimoniosa en función de sus resultados. Esto demuestra que es un criterio acertado para estudios de comunidades en grandes (*e.g.* ensamblajes a nivel de país) y pequeñas escalas (*e.g.* ensamblajes a nivel del Parque Nacional Jardines de la Reina). En coincidencia con Milesi *et al.* (2002), el uso de gremios en estudios de ensambles depende en gran medida del criterio de agremiación elegido.

## **Conclusiones**

- ✓ La estructuración de la mayoría de los ensamblajes de aves del Parque Nacional Jardines de la Reina, clasificados en gremios tróficos manifiesta una estructura en anidamiento.
- ✓ El ensamblaje total de especies de aves en esta área también evidencia un modelo de anidamiento que caracteriza su estructura, con valores similares a los ensamblajes de varios gremios tróficos.
- ✓ El anidamiento no es un fenómeno generalizado en los ensamblajes de aves, clasificados en gremios tróficos, del Parque Nacional Jardines de la Reina, ya que la estructura anidada en dichos ensamblajes es dependiente del criterio de agremiación que se utilice.

---

### **Recomendaciones**

- ✓ Aplicar el principio del anidamiento a otros grupos taxonómicos con el objetivo de comprobar que pueden caracterizar otras comunidades de hábitat fragmentados.
- ✓ Considerar los resultados de la investigación para el desarrollo y actualización de los planes de manejo y conservación del Parque Nacional Jardines de la Reina.

### Literatura citada

Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 14:359–376.

Acosta, M. (1998): Segregación del nicho en la comunidad de aves acuáticas del agroecosistema arrocero en Cuba. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba. 110 pp.

Acosta, M., L. Mugica, C. Mancina y X. Ruiz. (1996): Resource partitioning between Glossy and White ibises in a rice field system in southcentral Cuba. **Colonial Waterbirds**. 19(1):65-72.

Almeida-Neto M., P. Guimarães, P.R. Guimarães, R.D. Loyola y W. Ulrich. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos** (in press: doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x).

Almeida-Neto, M. *et al.* (2007). On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. **Oikos** 116: 716-722.

Andraca, L. (2010). Reglas de ensamblaje y modelos de coexistencia de especies en las comunidades de aves cubanas. Tesis de Diploma, Facultad de Biología, Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 71p.

Andrén, H. (1994). Can one use nested subset pattern to reject the random sample hypothesis? Examples from boreal bird communities. **Oikos**. 70:489-491

Atmar, W. y B.D. Patterson. (1993): The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented hábitat. **Oecología**. 96: 373-382.

Bailey, S.A., M.C. Horner-de-Vine, G.Luck, L.A. Moore, K.M. Carney, S. Anderson, C. Betrus y E. Fleishman. (2004): Primary productivity and species richness: relationships among functional guilds, residency groups and vagility classes at multiple spatial scales. **Ecography**. 27: 207-217.

Begon, M., C.R. Townsend y J.L. Harper. (2006): The Influence of Population Interactions on Community Structure *en* Ecology from Individuals to Ecosystems. pp. 550-577. Cuarta Edición. **Blackwell Publishing Ltd.**

Bertness, M.D. (1991). Interspecific Interactions among High Marsh Perennials in a New England Salt. **Ecology**. Vol.72, No.1. pp.125-137.

Bloch, C.P., C.L. Higgins y M.R. Willig. (2007): Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. **Oikos**. 116: 395-406.

Block, W.M, L.A. Brennan y R.J. Gutierrez. (1986). The use of guilds and guild-indicator species for assessing habitat suitability. Pp. 109.113 en: J Verner; M.L. Morrison y C.J. Ralphs (Eds). *Wildlife 2000. Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates*. University of Wisconsin. Press. Madison, EEUU.

Bowers, M.A. y J.H. Brown. (1982). Body Size and Coexistence in Desert Rodents: Chance or Community Structure? **Ecology**. 63 (2): 391-400.

Buckley, H.L, T.E. Miller, A.M. Ellison y N.J. Gotelli. (2003). Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. **Ecology Letters**. 6:825-829.

Calmé, S. y A. Desrochers. (1999). Nested bird and micro-habitat assemblages in a peatland archipelago. **Oecología**. 118: 361-370.

Canterbury, G.E, T.E. Martin; D.R. Petit, L.J. Petit y D.F. Bradford. (2000). Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. **Conserv. Biol**. 14:544-558.

Case, T. J. y Diamond, J. M. (1986). Overview: introduction, extinctions, exterminations, and invasions. **Community ecology**. 65-79.

Chase, M.K, W.B. Kristan, III; A.J. Lynam, M.V. Price y J.T. Rotenberry. (2000). Single species as indicators of species richness and composition in California coastal sage scrub birds and small mammals. **Conserv. Biol**. 14:474-487.

Col. Autores. (2012). Plan de manejo: Parque Nacional Jardines de La Reina. Periodo 2012-2016. Ciego de Ávila/Camagüey. Biblioteca CIEC. pp.135.

Connor, E. F. y D. Simberloff. (1979). The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology** 60:1132–1140.

Connor, E. y D. Simberloff. (1986). Competition, scientific method, and null hypotheses in ecology. **Am. Sci.** 74:155-162.

Connor, E.F y E.D.McCoy. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. **Am Nat** 113:791-833.

Cook, R.R y J.F.Quinn. (1995). The influence of colonization in nested species subsets. **Oecología**. 102:413-424.

Dayan, T. y D. Simberloff. (1994). Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. **American Naturalist**. 143: 462-477.

Decaëns, T., P. Margerie, M. Aubert, M. Hedde y F. Bureau. (2008): Assembly rules within earthworm communities in North-Western France — A regional analysis. **Applied Soil Ecology**. 39: 321-325.

Diamond, J. M. (1975): Assembly of species community *en* M. L. Cody y J. M. Diamond. Ecology and evolution of community. pp. 342-444. Harvard University Press. EUA.

Drake, J. A. (1990). Communities as assembled structures: do rules govern pattern? - **Trends Ecol. Evol.** 5: 159-164.

Drake, J.A. (1991).Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. - **Am. Nat.** 137: 1-26.

Dunson, W.A y J.Travis. (1991). The role of abiotic factors in community organization. **Am Nat**. 138:1067-1091.

Feeley, K. (2003): Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. **Oecología**. 137: 104-113.

Feeley, K.J, T.W.Gillespie, D.J.Lebbin y H.S.Walter. (2007). Species characteristics associated with extinction vulnerability and nestedness rankings of birds in tropical forest fragments. **Animal Conservation**. Print ISSN 1367-9430.

Fox, B.J. (1987): Species assembly and the evolution of community structure. **Evolution Ecology**. 1: 201-213.

Fox, B.J. y J.H. Brown. (1993): Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. **Oikos**. 67:358-370.

Garrido, O. H. y A. Kirkconnell. (2011). Aves de Cuba. Cornell University Press. Ithaca, Nueva York, USA. 241pp.

Gilpin, M.E, Carpenter, M. P. y Pomerantz, M. J. 1986. The assembly of a laboratory community: multispecies competition in *Drosophila*. - In: Diamond, J. and Case, T. J. (Eds), **Community ecology**. Harper y Row, New York, pp. 33-40.

González de Zayas, R., A. Z. Ríos, O. C. Cardoso, L. M.Batista-Tamayo y R. C. Murilo. (2006). Atributos físico del ecosistema Jardines de la Reina. *En*: Pina, F. A. (comp.). Ecosistemas costeros: biodiversidad y gestión de los recursos naturales. Sección II. Ecosistema Jardines de la Reina. CIEC. Editorial CUJAE. La Habana, Cuba.

Gotelli, N. J. y K. R. Rohde. (2002). Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. **Ecology Letters**, 5:86–94.

Gotelli, N. J. y McCabe, D. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**. 83: 2091- 2096.

Gotelli, N.J, N.J. Buckley y J.A. Wiens. (1997). Co-occurrence of Australian land birds: Diamond assembly rules revisited. **Oikos**. 80:311-324.

Gotelli, N.J. (2000): Null Model Analysis of Species Co-occurrence Patterns. **Ecology**. 81(9): 2606-2621.

Gotelli, N.J. (2001): Research frontiers in null model analysis. **Global Ecology & Biogeography**. 10: 337-343.

Gotelli, N.J. y G.R. Graves. (1996): Null Models in Ecology. pp. 389. Smithsonian Inst. Press.

- Guimarães, P. R., P. Guimarães. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modeling and Software**. 21: 1512-1513.
- Holmes, R.T. y H.F. Recher. (1986). Determinants of guild structure in forest bird communities: An intercontinental comparison. **The Condor**. 88: 427-439.
- Hraber, P.T. Y B.T. Milne. (1997). Community assembly in a model ecosystem. **Ecological Modelling**. 103: 267-285.
- Hutchinson, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**. 93: 145-159.
- Jacksic, F.M. (1981): Abuse and misuse of the term guild in ecological studies. **Oikos**. 37: 397-400.
- Joys, A. (2000): Book review. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. E. Weiher y P. Keddy. **Biological Conservation**. 94: 131-132.
- Karr, J. R. (1976), Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. **Am. Nat.**, 110, 973-994.
- Keddy, P.A. (1992): Assembly and responses rules: two goals for predictive community Ecology. **Journal of Vegetation Science**. 3: 157-164.
- Kembel, S. W., y S. P. Hubbell. (2006). The phylogenetic structure of a Neotropical forest tree community. **Ecology**. 87:S86–S99.
- Kirkconnell, A., O. Garrido, R.M. Posada y S.O. Cubillas. (1992): Los grupos tróficos en la avifauna cubana. **Poeyana**. 415: 21 pp.
- Kraft, N. J. B., W. K. Cornwell, C. O. Webb y D. D. Ackerly. (2007). Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities. **American Society of Naturalists**. Vol. 170, No. 2. pp. 271-283.
- Lázaro, L, S.Mark y J.M. Olesen. (2005). Bird-made fruit orchards in northern Europe: nestedness and network properties. **Oikos**. 110:321-329.

Leibold, M.A y G.M.Mikkelson. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: Elements of metacommunity structure. **Oikos**. 97:237-250.

Leyequién, E., W.F de Boer y A. Cleef. (2006). Influence of body size on coexistence of bird Species. **Ecol Res**. DOI 10.1007/s11284-006-0311-6.

Lomolino, M.V, J.H.Brown y R.Davis. (1989). Island biogeography of montane forest mammals in the American Southwest. **Ecology**. 70:180-194.

MacArthur, R.H. y E.O. Wilson (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press. pp. 203.

McCoy, E.D y K.L. Heck. (1987). Some observations on the use of taxonomic similarity in large-scale biogeography. **J. Biogeography**. 14:79–87.

Mikkelson, G.M. (1993): How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. **Oikos**: 67.

Milesi, F.A, L. Marone, J.Lopez de Casenave, V.R. Cueto y E.T.Mezquida. (2002). Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. **Ecología Austral**. 12:149-161.

Moore, J.E y R.K.Swihart. (2007). Toward ecologically explicit null models of nestedness. **Oecologia**. 152:763-777.

O'connell, T y T. Bolger. (1997). Stability, ephemerality and dispersal ability: microarthropod assemblages on fungal sporophores. **Biological Journal of the Linnean Society**. 62:111-131.

Parada, A. I. y A. Arias-Barreto. (2005). Avifauna de la región centro-oriental del Archipiélago Jardines de la Reina, Cuba. CD Memorias V Taller de Biodiversidad. BIOECO. Cuba. 21p.

Parada, A.I. y A. García-Quintas. (2012): Avifauna de Los Archipiélagos del Sur de Ciego de Ávila y Camagüey, Cuba: una Revisión Taxo-Ecológica Actualizada. **Mesoamericana**. 16(1): 35-55.

Patterson, B.D y J.H.Brown. (1991). Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. **Journal of Biogeography** 18: 395–402.

- Patterson, B.D y W. Atmar. (2000). Analyzing species composition in fragments.
- Patterson, B.D. (1987): The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**. 1: 323-334.
- Patterson, B.D. y W. Atmar. (1986): Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**. 28: 65-82.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari (1996): Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. - **J. Zool**. 240: 637-658.
- Pianka, E.R. (1999): Book review. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. *E. Weiher y P. Keddy*. **Trends in Ecology & Evolution**. 14 (12): 501-502.
- Pizarro, J.C., C.B. Anderson y R. Rozzi. (2012). Birds as marine-terrestrial linkages in sub-polar archipelagic systems: avian community composition, function and seasonal dynamics in the Cape Horn Biosphere Reserve (54-55°S), Chile. **Polar Biol**. 35:39-51.
- Roberts, TH. (1987). Construction of guilds for habitats assessment. **Environ. Manage**. 11:473-477.
- Rodríguez-Gironés, M.A. y L. Santamaría. (2006): A new algorithm to calculate the Nestedness temperatura of presence-absence matrices. **Journal of Biogeography**. 33: 924-935.
- Root, R.B. (1967): The niche exploitation pattern of the blue grey gnatcatcher. **Ecological Monographs**. 37: 95-124.
- Simberloff, D y B. Levin. (1985). Predictable sequences of species loss with decreasing island area-land birds in two archipelagoes. **N Z J Ecol** 8:11-20.
- Socarrás, E. T. (comp.). (2000). Conservación de la naturaleza y desarrollo del turismo en el sub-archipiélago Jardines de la Reina. Biblioteca CIEC. Ciego de Ávila, Cuba.
- Socarrás, E. T., A. P. Isada, M. L. Rojas, R. G. Fernández y A. A. Velis. (2006). Biota terrestre del ecosistema Jardines de la Reina. *En*: Pina, F. A. (comp.). Ecosistemas costeros: biodiversidad y gestión de recursos naturales. Sección II. Ecosistema Jardines de la Reina. CIEC. Editorial CUJAE, Cuba.

Stone, L. y A. Roberts. (1990): The checkerboard score and species distributions. **Oecología**. 85: 74-79.

Summerville, K.S, J.A. Veech y T.O.Crist. (2002). Does variation in patch use among butterfly species contribute to nestedness at fine spatial scales? **Oikos**. 97:195-204.

Szaro, RC. (1986). Guild management: an evaluation of avian guilds as a predictive tool. **Environ. Manage**. 10:681-688.

Terborgh, J. y B. Winter. (1980). Some causes of extinction in Conservation Biology: an evolutionary ecological perspective: 199–133. Soule` M.S. y Wilcox, B.A. (Eds). Sunderland, MA: Siquer Associates Inc.

Tramer, E.J. (1974). On latitudinal gradients in avian diversity. **The Condor**. 76: 123–130.

Ulrich, W., M. Almeida-Neto y N.J. Gotelli. (2009): A consumer´s guide to nestedness analysis. **Oikos**. 118: 3-17.

Valdovinos, C., A. Kiessling, M. Mardones, C. Moya, A. Oyanedel, J. Salvo, V. Olmos y O. Parra. 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.

Verner, J. (1984). The guild concept applied to management of bird populations. **Environ. Manage**. 8:1-14.

Weiher, E., and P. A. Keddy. (1999). Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge.

Wilson, J.B. (1989): A null model of guild proportionality, applied to stratification of New Zealand temperate rain forest. **Oecología**. 80: 263-267.

Worthen, W.B. (1996). Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. **Oikos**. 76:417-426.

Worthen, W.B., M.T. Jones y R.M. Jetton. (1998). Community structure and environmental stress: dessication promotes nestedness in mycophagous y communities. **Oikos**. 81:45-54.

---

Wright, D.H., B.D. Patterson, G.M. Mikkelson, A.Cutler y W.Atmar. (1998). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. **Oecología**. 113:1-2.