

2013

Evaluación de la superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba

Tesis en opción al Título Académico de Máster en Biología Marina y Acuicultura con Mención en Ecología Marina

YUNIER OLIVERA

Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros





UNIVERSIDAD DE LA HABANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES MARINAS

Evaluación de la superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba

Tesis presentada en opción al Título Académico de Máster en Biología Marina y Acuicultura con Mención en Ecología Marina

Autor: Lic. Yunier Miguel Olivera Espinosa

Tutores: Dr. Fabián Pina Amargós

Dr. Roberto González de Zayas

La Habana, 2013

La variedad de seres no debería ser neciamente disminuida.

Immanuel Kant; Crítica de la razón pura, 1781

Agradecimientos

Esta tesis es el resultado feliz de un periodo particularmente difícil y doloroso. Gracias a todas las personas que de algún modo me ayudaron a superarlo y a los que han colaborado en la terminación del documento. A mis amigos, a mis colegas, a mis tutores, a mis profesores de la maestría y a todas las personas que amablemente han brindado sus opiniones para mejorar la tesis.

Especial agradecimiento a mis padres y hermanos, al Doctor Gómez-Sosa y colegas, a Tony, Dennis Denis e Idea Wild.

Índice general

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Marco teórico	6
2.1. Lagunas costeras	6
2.2. Teorías de coexistencia de especies	8
2.2.1. Hipótesis de filtro de hábitats e hipótesis de la similitud límite	10
2.2.2. Teoría neutral	11
2.2.3. Algunas consideraciones finales	13
2.3. Métodos para evaluar la biodiversidad	14
2.3.1. Distinción taxonómica	14
2.3.2. Diversidad funcional	16
2.3.2.1. Análisis de superposición de nichos de Geange <i>et al.</i> (2011) .	17
3. Materiales y Métodos	20
3.1. Área de estudio	20
3.2. Métodos de muestreo	21
3.2.1. Obtención de datos	21
3.2.2. Parámetros químicos y sedimentológicos	22
3.2.3. Rasgos funcionales. Ejes del nicho realizado	23

3.3. Análisis de datos	23
3.3.1. Medidas de biodiversidad	23
3.3.2. Incidencia de las variables abióticas	24
3.3.3. Superposición de nichos	24
4. Resultados	26
4.1. Diversidad biológica	26
4.2. Incidencia de las variables abióticas	28
4.3. Superposición de nichos	34
5. Discusión	38
6. Conclusiones	50
7. Recomendaciones	51
Bibliografía	52
A. Anexos	64
A.1. Distribución de las especies en el espacio de nicho	64
A.2. Coordenadas geográficas de las estaciones de muestreo	65
A.3. Diversidad y biomasa por estaciones de muestreo en Laguna Larga	66
A.4. Medidas de suposición de nichos entre especies	67

Resumen

Una idea fundamental en el estudio de los modelos de biodiversidad es la asunción de conexiones entre la estructura de los ensambles de especies y su funcionamiento. Esta organización funcional abarca el modo en que las especies se relacionan entre ellas, como competidoras o miembros de una red de interacciones, y cómo enfrentan limitaciones ambientales similares. En este trabajo se evalúa la relación entre los modelos de superposición de nichos en ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba, y dos teorías de coexistencia de especies: hipótesis de filtro de hábitats e hipótesis de similitud límite. A lo largo del gradiente ambiental de la laguna, se definieron tres secciones con diferente grado de impacto y en cada una se realizaron muestreos al azar mediante nucleadores, en los meses marzo y abril de 2013. Para cada sección, se analizó la diversidad taxonómica y la superposición de nichos entre especies en relación con tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. La riqueza de especies y la abundancia de moluscos fueron mayores en las secciones más degradadas, así como la diversidad taxonómica. Sin embargo, en dichas secciones se observó un agrupamiento en la distribución de las especies en el espacio de nicho. Este resultado evidencia una presión negativa (procesos de filtro de hábitats) sobre la diversidad biológica local permitiendo solo especies similares y nichos redundantes. En la sección menos degradada no se observó una tendencia definida hacia el agrupamiento o espaciamiento equitativo de la distribución en el espacio de nicho, reflejo de un ensamble de especies más diverso funcionalmente. Contrario a los resultados por secciones, en el ensamble de moluscos marinos de toda la laguna se observó un distanciamiento equitativo de la distribución de las especies en el espacio de nicho, evidencia de la influencia de las interacciones interespecíficas (procesos de similitud límite), específicamente en el nicho trófico. Las variables abióticas con mayor incidencia sobre los ensambles de moluscos fueron la proporción de nitrógeno y fósforo, la granulometría y el tiempo de residencia del agua. Esta última la causa más probable de la baja riqueza de especies en la sección menos degradada. En general, la estructura de los ensambles de moluscos marinos de la laguna estudiada depende del balance de procesos de filtro de hábitats y similitud límite a lo largo del gradiente ambiental.

Abstract

A fundamental idea behind the study of biodiversity patterns is the assumption of connections between the shape of species assemblages and the functional ways in which they are organized. This functional organization covers how species are related to one another, as competitors or members of a web of interactions, and how species face similar environmental constraints. It is evaluated the relationship between niche overlap in marine mollusks assemblages from a coastal lagoon in Cayo Coco, Cuba, and two species coexistence theories: habitats filtering and limiting similarity hypotheses. Along the environmental gradient of the lagoon, three sections with different degrees of impact were defined and sampled by randomly distributed corers on March and April 2013. For each section, taxonomic diversity and niche overlap between species for three functional traits (feeding mode, position on the substrate and biomass) were analyzed. Species richness and mollusks abundance were higher in degraded sections, as well the taxonomic diversity. However, in those sections were also observed a clustering in the species distribution through the niche space, evidence of a negative pressure (habitats filtering processes) on the local biodiversity allowing only similar species and redundant niches. In less degraded section there was no defined trend toward clustering or even spacing of the species distribution, reflecting a more functionally diverse species assemblage. Marine mollusks assemblage across the coastal lagoon revealed an even spacing of the species distribution, evidence of the influence of interspecific interactions (limiting similarity processes), specifically on the trophic niche. Nitrogen and phosphorus proportion, the particle size and the residence time of the water were the more influential abiotic variables in the study. In general, the structure of marine mollusks assemblages of the coastal lagoon depends on balance between habitats filtering and limiting similarity processes along the environmental gradient.

1. Introducción

El estudio de las comunidades naturales ha originado varias teorías e hipótesis (a menudo opuestas) para intentar explicar la estructura y funcionamiento de las mismas. En estos marcos teóricos, el concepto de nicho, definido por Acosta (2002) como la posición que ocupa una especie en el hiperespacio como resultado del conjunto de interacciones que mantiene con el medio, establece un vínculo estrecho entre los rasgos a nivel de individuos y la dinámica de las poblaciones dentro de las comunidades. La disponibilidad de un nicho ecológico para una especie depende, en gran medida, de las interacciones entre las especies que comprenden una comunidad ecológica y de las interacciones entre dichas especies y el ambiente que les rodea (Leibold, 1995; Leibold y Geddes, 2005). Estas interacciones, en cambio, son afectadas por los rasgos fenotípicos de las especies interactuantes. Rossberg *et al.* (2010) señalan que a pesar de las décadas de intensa investigación y debate, aún no se ha llegado a un acuerdo universal sobre cómo los nichos deben ser representados formalmente.

Dos preguntas han recibido mucha atención: ¿qué determina y controla los modelos de biodiversidad?, ¿constituyen las comunidades ensamblados aleatorios de un grupo general de especies? (Moullot *et al.*, 2005b; Davies *et al.*, 2009). Muchos procesos con incidencias diferentes a diversas escalas han sido propuestos. Dos teorías, no necesariamente exclusivas entre sí, intentan explicar los modelos de coexistencia de especies. La primera de ellas se basa en la competencia interespecífica y la diferenciación de nichos para explicar modelos no aleatorios de coexistencia de especies y los modelos de abundancia entre sitios (Diamond, 1975). Así, especies con nichos ecológicos similares tienen menos probabilidades de coexistir que especies con nichos diferentes (Gotelli y Graves, 1996), ello constituye base

de la “hipótesis de la similitud límite” (MacArthur y Levins, 1967). La hipótesis establece que dos especies competidoras deben estar separadas por una distancia mínima en un espacio de nicho unidimensional para poder coexistir. Dentro de este marco conceptual, la teoría de la competencia también predice una menor coexistencia de especies estrechamente emparentadas (sobredispersión filogenética) con respecto a especies lejanamente emparentadas (Tofts y Silvertown, 2000). A diferencia de la hipótesis de similitud límite, la hipótesis de “filtro de hábitats” (Weiher y Keddy, 1999; Cornwell *et al.*, 2006) refiere que las especies con requerimientos ecológicos similares coexistirán con más frecuencia que lo esperado por casualidad si las condiciones ambientales actúan como un filtro permitiendo solo un reducido grupo de especies y nichos redundantes. En términos de filogenia, este concepto predice una subdispersión filogenética (Vamosi y Vamosi, 2007; Losos, 2008).

Las hipótesis de similitud límite y filtro de hábitats han recibido amplio apoyo empírico. Sin embargo, una cuestión fundamental entre ambas hipótesis reside en cuál es el factor que determina la estructura y composición de una comunidad. Los procesos involucrados en el ensamble de las comunidades son factores dependientes de la escala (Cavender-Bares *et al.*, 2006; Emerson y Gillespie, 2008). El filtro de hábitats estructura los ensamblajes predominantemente a escala regional, donde la alta heterogeneidad de hábitats permite que especies con requerimientos ambientales similares se distribuyan a lo largo de ecosistemas contrastantes. Por otro lado, a escalas locales la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte a la coexistencia de especies similares (Weiher y Keddy, 1995).

Consecuentemente, muchos ecólogos tratan ambas hipótesis de manera dicotómica (*e.g.* Stubbs y Wilson, 2004; Burns, 2005; Carnicer *et al.*, 2008), algunos incluso descartan la influencia de una o la otra (*e.g.* Kraft *et al.*, 2008; Levine *et al.*, 2008). Sin embargo, otros autores cuestionan la idea de definir cuál factor opera en un ecosistema determinado; para ellos, la riqueza de especies está regulada por filtros abióticos e interacciones bióticas (competencia) que actúan de manera simultánea (Mouillot *et al.*, 2007; Pierce *et al.*, 2007; Gómez *et al.*, 2010; Ulrich *et al.*, 2012).

Una posible respuesta a la contradicción anterior es:

Los ensambles de moluscos marinos de lagunas costeras en Cayo Coco, Cuba, están estructurados en relación con cambios en el balance de los procesos de filtro de hábitats y similitud límite, a lo largo de gradientes ambientales.

Para evaluar esta hipótesis se plantearon los siguientes objetivos:

1. Caracterizar la estructura de los ensambles de moluscos marinos a largo del gradiente ambiental en Laguna Larga, Cayo Coco.
2. Identificar las variables abióticas que más inciden sobre la estructura funcional de los ensambles de moluscos marinos estudiados.
3. Analizar el balance de los procesos ecológicos que definen la estructura de los ensambles de moluscos marinos en Laguna Larga, Cayo Coco.

Las acciones humanas son en gran medida responsables del deterioro de ecosistemas costeros y las alteraciones provocadas sobre el funcionamiento de las comunidades naturales. Las acciones ejecutadas sobre lagunas costeras de intercambio limitado generan efectos particularmente no lineales e intensos, donde un deterioro de la calidad del agua puede darse en respuesta a cargas contaminantes (incluso modestas) e interrupciones en el intercambio entre las lagunas y el mar adyacente (Kjerfve *et al.*, 1996). Dicha situación se observa en Laguna Larga, Cayo Coco, centro norte de Cuba. El ecosistema ha sido afectado en los últimos 15 años por la combinación de factores naturales (azolvamiento y crecimiento excesivo del manglar) y antropogénicos (dragados, rellenos y vertimiento de residuales orgánicos) relacionados con el desarrollo turístico de la zona (González de Zayas, 2012). La presente investigación está insertada en un proyecto de restauración de dicha laguna como un marco inicial para las sucesivas evaluaciones del éxito del proyecto. Por otro lado, con este estudio se pretenden llenar vacíos teóricos sobre las reglas de ensamblaje de especies y los modelos de diversidad funcional de moluscos marinos, los cuales están altamente relacionados con los procesos ecosistémicos de hábitats impactados (Dimitriadis y Koutsoubas, 2008; Aneiros *et al.*, 2014).

2. Marco teórico

2.1. Lagunas costeras

Las lagunas costeras son sistemas acuáticos someros que se desarrollan en una interfaz entre ecosistemas costeros marinos y terrestres (McLusky y Elliott, 2007). Según estos autores, las características geofísicas que contribuyen al balance hidrológico de las lagunas costeras están fuertemente afectadas por los procesos físicos que gobiernan su origen y evolución geomorfológica. De acuerdo con Kjerfve (1994) estos sistemas acuáticos se originaron por la inundación de áreas costeras bajas, debido al aumento del nivel del mar durante la irrupción marina del Pleistoceno y el Holoceno y a la formación de una barrera por la acción de las mareas y corrientes marinas. Kjerfve (1986) clasifica las lagunas costeras en tres categorías geomorfológicas en dependencia del intercambio con el océano costero:

Lagunas de intercambio amplio (*loc. cit.* leaky lagoons) Cuerpos de agua alargados paralelos a la costa, con muchas entradas desde el océano. Poseen corrientes de marea lo suficientemente fuertes como para contrarrestar las tendencias a obstruir las entradas propias del oleaje y la acumulación litoral. Comúnmente experimentan cambios de mareas, con fuertes corrientes marinas, tiempos de residencia cortos y salinidades cercanas a las del océano.

Lagunas de intercambio restringido (*loc. cit.* restricted lagoons) Cuerpos de agua alargados, usualmente paralelos a la costa, con dos o más canales de entrada. Como resultado, estas lagunas poseen una circulación mareal bien definida, la circulación superficial también puede ser afectada por el viento, con estratificación mínima. Las

salinidades varían entre aguas salobres y niveles oceánicos, con tiempos de residencia variables.

Lagunas de intercambio limitado (*loc. cit.* choked lagoons) Consisten usualmente en una serie de células elípticas interrelacionadas, conectadas al océano adyacente por un canal único, largo y estrecho. Propias de costas con alta energía por el oleaje y acumulación litoral significativa, el canal de entrada sirve como un filtro que reduce las corrientes de marea y las fluctuaciones dentro de la laguna. Las oscilaciones mareales representan el 5 % (o menos) de las mareas costeras. Generalmente son hipersalinas y se caracterizan por un largo tiempo de residencia. En estas lagunas la fuerza del viento ejerce un papel dominante sobre la circulación del agua, aunque en general los modelos de circulación sistemáticos generados por el viento son de poco desarrollo y variables. Los eventos de estratificación son moderados debido a la radiación solar intensa y a escorrentías.

Según Kjerfve y Magill (1989) el movimiento del agua ocurre principalmente por difusión mientras que el movimiento por advección se da fundamentalmente en el canal de entrada. El transporte de materiales no ocurre en la misma dirección ni a la misma velocidad que la circulación local, porque el flujo (advectivo) promedio es responsable de una parte del transporte de materiales sobre uno o más ciclos mareales. Mecanismos tales como movimientos verticales y horizontales y oscilaciones mareales, contribuyen a la dispersión en general, esta última entendida como el transporte de las características (propiedades) marinas por advección y difusión en el mismo período de tiempo.

En Cuba las lagunas costeras han sido estudiadas desde la década de 1970 del pasado siglo, aunque la mayor parte de las investigaciones se agrupan en los años 80. Sin embargo, ha predominado un enfoque descriptivo, con pocas inclusiones de las relaciones ecológicas a nivel de comunidades, y escaso poder predictivo. Las lagunas más estudiadas se localizan en tres regiones principales (González-Sansón, 1994):

- Grupo lagunar del río Cauto, al norte del golfo de Guacanayabo, región suroriental de Cuba.

- Las lagunas de la ciénaga litoral de la costa sur central de Cuba; distribuidas en la costa cenagosa, sin estar vinculadas a ríos grandes y definidas por González-Sansón (1994) como un grupo de pequeñas bahías someras.
- El sistema de Tunas de Zaza, asociado al delta del río Zaza, centro sur de Cuba.

Muchas de las afectaciones sobre las lagunas costeras están asociadas al turismo, actividad económica sumamente importante en Cuba en los últimos 20 años. Debido a la construcción de hoteles e infraestructura de apoyo, muchos de estos ecosistemas han sufrido alteraciones en su hidrodinámica y funcionamiento ecológico. Tal es el caso de Laguna Larga, Laguna Tiburón, Laguna del Puerto y Laguna Colorada en Cayo Coco (destino turístico Jardines del Rey), centro norte de Cuba; todas lagunas costeras de intercambio limitado. Según Kjerfve *et al.* (1996), en este tipo de lagunas un deterioro de la calidad del agua puede darse en respuesta a cargas contaminantes (incluso modestas) e interrupciones en el intercambio entre las lagunas y el mar adyacente. En particular, Laguna Larga presenta un gradiente de eutrofización desde el interior y hasta el canal de comunicación con el mar adyacente, como consecuencia del relleno, dragado, crecimiento del manglar y el vertimiento puntual de residuales líquidos y sólidos (González de Zayas, 2012).

Dentro de las estrategias de restauración de estas lagunas se ha reconocido la importancia de conocer la estructura de sus comunidades naturales y los factores que la determinan. Previamente se han caracterizado las condiciones ecológicas y químico-físicas de Laguna Larga, así como su conectividad con ecosistemas adyacentes como los pastos marinos y los arrecifes coralinos (Guimaraes y González de Zayas, 2011; Salvat-Torres, 2011; González de Zayas, 2012).

2.2. Teorías de coexistencia de especies

Las interacciones de los organismos en una comunidad se manifiestan en fenómenos inherentes como los patrones de distribución espacial y temporal de las poblaciones a las que pertenecen. También pueden manifestarse como fenómenos emergentes de la escala

comunitaria tales como tramas tróficas, estabilidad, o sucesión temporal de especies en un ensamble. Entiéndase “ensamble de especies” como un conjunto de organismos que pueden o no interactuar, directa o indirectamente, y que coinciden en espacio y tiempo (Jaksic, 1981).

Al analizar la estructura de estos niveles de organización (*i. e.* comunidades naturales, ensambles de especies) existen diferentes concepciones. Según Jaksic y Marone (2007), la estructura de un sistema puede ser vista como la red de interacciones entre sus componentes o como una serie de componentes ordenados topológicamente en algún espacio, idea aplicable a una comunidad si se incluye la dimensión temporal. Se entiende que las especies interactuantes se afectan unas a otras (positiva o negativamente), de manera que de alguna forma ellas mismas deben determinar, al menos en parte, la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies en los ensambles. A menudo se pueden reconocer algunos fenómenos en la estructura de los ensambles, con independencia de la ubicación geográfica y composición taxonómica de los mismos, debido a que las formas de interacción entre especies son relativamente limitadas (Jaksic y Marone, 2007). Estos fenómenos generales se manifiestan como modelos comunitarios que constituyen, para algunos autores, la estructura comunitaria (Roughgarden y Diamond, 1986).

La estructura de las comunidades puede estar determinada por factores no balanceados y aleatorios como las perturbaciones físicas y las condiciones cambiantes del medio, por interacciones entre las especies, o por procesos como la colonización, la extinción y la especiación (Andraca, 2010). Los modelos comunitarios están sujetos a la acción de múltiples mecanismos causales, los cuales se han agrupado en una serie de procesos que intervienen en la organización de las especies dentro de las comunidades (Andraca, 2010), tales como:

Complementariedad de nicho El uso de un recurso similar por parte de dos especies puede conllevar al establecimiento de relaciones competitivas entre ellas. El resultado puede ser la evolución de una adaptación que conlleve a la selección de diferentes recursos o la exclusión de la comunidad de cualquiera de estas especies.

Extensión espacial Tanto la heterogeneidad espacial como la falta de uniformidad en la distribución de los recursos o sus gradientes pueden aminorar los efectos de la competencia o la depredación.

Sistemas abiertos Las comunidades naturales son sistemas adaptables que responden a las continuas fluctuaciones ambientales y de sus poblaciones. Los efectos de rescate, las colonizaciones y las invasiones pueden presentarse tanto en islas como en continentes.

Sin embargo, a pesar de las numerosas investigaciones, las diferencias en los modelos de coexistencia de especies permanecen como uno de los temas fundamentales en la ecología y dos preguntas han recibido mucha atención: ¿qué determina y controla los modelos de diversidad?, ¿constituyen las comunidades ensamblados aleatorios de un grupo regional de especies? (Mouillot *et al.*, 2005b; Davies *et al.*, 2009). Tres marcos conceptuales, no necesariamente exclusivos entre sí, intentan explicar los modelos de coexistencia de especies: la hipótesis de filtro de hábitats, la hipótesis de la similitud límite y la teoría neutral.

2.2.1. Hipótesis de filtro de hábitats e hipótesis de la similitud límite

El concepto de “filtro de hábitats” (Weiher y Keddy, 1995; Cornwell *et al.*, 2006) refiere que las especies con requerimientos ecológicos similares coexistirán con más frecuencia que lo esperado por casualidad si solo especies ecológicamente similares pueden coexistir en un hábitat dado. En este caso, las condiciones ambientales actúan como un filtro permitiendo solo un reducido grupo de especies. En términos de filogenia, este concepto predice una subdispersión filogenética o que las especies estrechamente emparentadas coexistirán con más frecuencia que lo esperado por casualidad (Vamosi y Vamosi, 2007; Losos, 2008).

La hipótesis de la similitud límite se basa en la competencia interespecífica y la diferenciación de nichos para explicar modelos no aleatorios de coexistencia de especies y los modelos de abundancia entre sitios (Diamond, 1975). Desde este punto de vista, especies con nichos ecológicos similares tienen menos probabilidades de coexistir que especies con nichos diferentes (Gotelli y Graves, 1996). MacArthur y Levins (1967) consideran que dos

especies competidoras deben estar separadas por una distancia mínima en un espacio de nicho unidimensional para poder coexistir. Dentro de este marco conceptual, la teoría de la competencia también predice una menor cantidad de especies estrechamente emparentadas que coexisten (sobredispersión filogenética), con respecto a especies lejanamente emparentadas (Tofts y Silvertown, 2000).

Sin embargo, la divergencia en los rasgos ecológicos no es una conclusión final. Grime (2006) sugiere que la competencia entre especies puede dar como resultado una convergencia de rasgos (similar a la que se observaría en condiciones de filtro de hábitats) debido a la pérdida de especies con rasgos que les confieren pobres habilidades competitivas, especialmente en hábitats productivos estables. Esta predicción fue apoyada por trabajos teóricos que demostraron que la evolución bajo competencia puede crear grupos de especies coexistentes con rasgos similares (Scheffer y van Ness, 2006).

Las hipótesis de filtro de hábitats y similitud límite han recibido amplio apoyo empírico. Se han identificado evidencias de la primera por ejemplo en comunidades de hormigas (Gotelli y Ellison, 2002), roedores (Bowers y Brown, 1982) y plantas (Weiher *et al.*, 1998; Stubbs y Wilson, 2004). Por otro lado, Mouillot *et al.* (2005b) encontraron evidencias de que los parásitos de las branquias de peces tendieron a ser más similares que lo esperado por azar en relación a rasgos como la talla (correspondiente a un escenario de filtro ambiental). Otros modelos de convergencia de rasgos han sido observados en comunidades de peces de lagunas costeras (Mouillot *et al.*, 2007) y en comunidades de arañas (Ulrich *et al.*, 2010).

2.2.2. Teoría neutral

Los conceptos de similitud límite y filtro de hábitats asumen *a priori* la no equivalencia de las especies con respecto a su subsistencia dentro de las comunidades y, por tanto, también la existencia de rasgos específicos para cada especie (Ulrich *et al.*, 2010). Contrario a esto, el tercer concepto de ensamble de especies, neutralidad o “teoría neutral”, no considera explícitamente tales rasgos y asume la equivalencia funcional de los individuos dentro de las comunidades, sin la necesidad de referirse a especies y nichos (Hubbell, 2001). En su

versión más simple establece que las comunidades neutrales están ensambladas a partir de procesos de deriva ecológica (análogo a la deriva genética); procesos fortuitos de nacimientos y muertes; eventos de colonización de individuos; y de especiación al azar, de acuerdo con el movimiento Browniano, en el cual la cantidad de cambio, en cualquier intervalo de tiempo dado, es pequeña y aleatoria en dirección. En cualquier escala temporal y espacial, el modelo predice un grupo aleatorio de especies con respecto a la filogenia subyacente (Kembel y Hubbell, 2006; Kraft *et al.*, 2007) y modelos aleatorios de coexistencia de especies (Ulrich y Zalewski, 2007).

Las comunidades neutrales son difíciles de detectar porque cualquier ausencia de señal filogenética puede deberse no solo a la deriva ecológica sino también a aspectos metodológicos y estadísticos, particularmente la potencia de las pruebas estadísticas (Kraft *et al.*, 2007). Webb *et al.* (2002) y Losos (2008) señalan que la evaluación inequívoca de señales filogenéticas y la distinción entre neutralidad, similitud límite y filtro de hábitats, debe estar basada en información sobre la distribución filogenética actual de los rasgos ecológicos y los fenotipos de las especies involucradas. Un error frecuente, según Gómez *et al.* (2010), es asumir que las similitudes filogenéticas reflejan similitudes ecológicas y que especies cercanamente emparentadas son competidoras fuertes. Estas asunciones pueden no ser ciertas.

La piedra angular de la teoría neutral, *i. e.* la asunción de equivalencia funcional entre las especies, es a la vez el punto que más críticas ha recibido. El problema con este argumento es que no hay razones biológicas o ecológicas para que un ensamble de especies deba distribuirse en una misma isoclina de eficiencia biológica (Purves y Turnbull, 2010). Estos autores esgrimen que la improbabilidad de la neutralidad radica en i) que las especies que coexisten exhiben una amplia variedad de rasgos y funciones diferentes, ii) que la neutralidad requiere de compensaciones igualitarias que cancelen esas diferencias para proveer de iguales eficiencias biológicas para todas las especies, y iii) que tales compensaciones perfectas de eficiencia biológica son altamente improbables y frágiles.

2.2.3. Algunas consideraciones finales

Existe un amplio debate entorno a la identificación del factor (filtro de hábitats vs competencia) que determina la estructura y composición de una comunidad dada. Según Cavender-Bares *et al.* (2006) y Emerson y Gillespie (2008), los procesos involucrados en el ensamble de las comunidades son factores dependientes de la escala. Weiher y Keddy (1995) plantean que el filtro de hábitats estructura los ensambles predominantemente a escala regional, donde la alta heterogeneidad de hábitats permite que especies con requerimientos ambientales similares se distribuyan a lo largo de ecosistemas contrastantes. Por otro lado, a escalas locales la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte a la coexistencia de especies similares.

Consecuentemente, muchos ecólogos tratan ambas hipótesis de manera dicotómica (*e.g.* Stubbs y Wilson, 2004; Burns, 2005; Carnicer *et al.*, 2008), algunos incluso descartan la influencia de una o la otra (*e.g.* Kraft *et al.*, 2008; Levine *et al.*, 2008). Ante estas discrepancias, y en presencia de evidencias que rechazan tales posiciones, algunos autores cuestionan la idea definir cuál factor opera en un ecosistema determinado; para estos, el resultado final depende del balance de los procesos. Mouillot *et al.* (2007); Pierce *et al.* (2007); Gómez *et al.* (2010); Ulrich *et al.* (2012), apoyan la hipótesis de que, *a escala local, la riqueza de especies está regulada por filtros abióticos e interacciones bióticas (competencia) que actúan de manera simultánea*. Al respecto, Pausas y Verdú (2010) concluyen que ambos procesos pueden estructurar una comunidad de forma conjunta, y exponen la necesidad de abandonar la idea simplista de dos fuerzas opuestas que conforman las comunidades naturales.

Algunos de los estudios que han intentado falsar la hipótesis del balance entre los procesos de similitud límite y filtro de hábitats a escala local, en sitios con gradientes ambientales, han fallado debido a que no incorporan en los análisis los elementos diferenciales de ese gradiente (*e.g.* Mouillot *et al.*, 2007). A pesar de identificar puntos con diferentes parámetros físico-químicos que implican la existencia de un gradiente ambiental, en los análisis agrupan

la información de los puntos en una sola matriz. De este modo “diluyen” las diferencias entre las secciones o fracciones del área de estudio, lo que hace imposible verificar un cambio en el balance de los procesos.

2.3. Métodos para evaluar la biodiversidad

Las investigaciones diseñadas para estudiar los factores que controlan la diversidad biológica históricamente solo han considerado una faceta de la misma: la riqueza de especies (Mouillot *et al.*, 2007). En las últimas dos décadas, la biodiversidad ha sido descrita como un marco conceptual multifacético que abarca múltiples formas de variación biológica, incluyendo la diversidad taxonómica, genética y fenotípica dentro de las comunidades (Purvis y Hector, 2000). Mouillot *et al.* (2007) señalan que más allá de los marcos teóricos, ahora es importante determinar cuales componentes de la biodiversidad proveen de visiones profundas sobre el funcionamiento de los ecosistemas y su sensibilidad frente a factores ambientales y perturbaciones de origen humano. Dos perspectivas para analizar dichos componentes son el uso de indicadores con base a la diversidad taxonómica y el concepto de diversidad funcional.

2.3.1. Distinción taxonómica

De acuerdo con Van der Spoel (1994), la biodiversidad debe ser considerada como la suma de la diversidad numérica o taxonómica y la diversidad ecológica, genética, histórica y filogenética. En este contexto, Warwick y Clarke (1995) propusieron los índices de Distinción Taxonómica como medidas capaces de incorporar más de esta información que las medidas de riqueza de especies, índices muy sensibles a los cambios de la biodiversidad ante la degradación ambiental.

Dos de estas medidas son la distinción taxonómica promedio (Δ^+ o AvTD) y la variación de la distinción taxonómica (Λ^+ o VarTD) (Clarke y Warwick, 1998, 2001a). La primera evalúa la distancia taxonómica entre dos especies seleccionadas al azar en un árbol de clasificación

Linneano o filogenético, donde se ubican todas las especies encontradas en los muestreos, basada solo en datos binarios (presencia/ausencia) (ec. 2.1).

$$AvTD = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij}}{\frac{S(S-1)}{2}} \tag{2.1}$$

Donde ω_{ij} es la distancia taxonómica entre las especies i y j (ec. 2.2), en términos de la distancia taxonómica ponderada $d\omega = \frac{100}{T}$, la cual representa la fracción de la distancia entre el taxón de jerarquía superior y la especie (Fig. 2.1). S es el número de especies presentes en la muestra.

$$\omega_{ij} = d\omega_{n1} + d\omega_{n2} + \dots + d\omega_{nd} \tag{2.2}$$

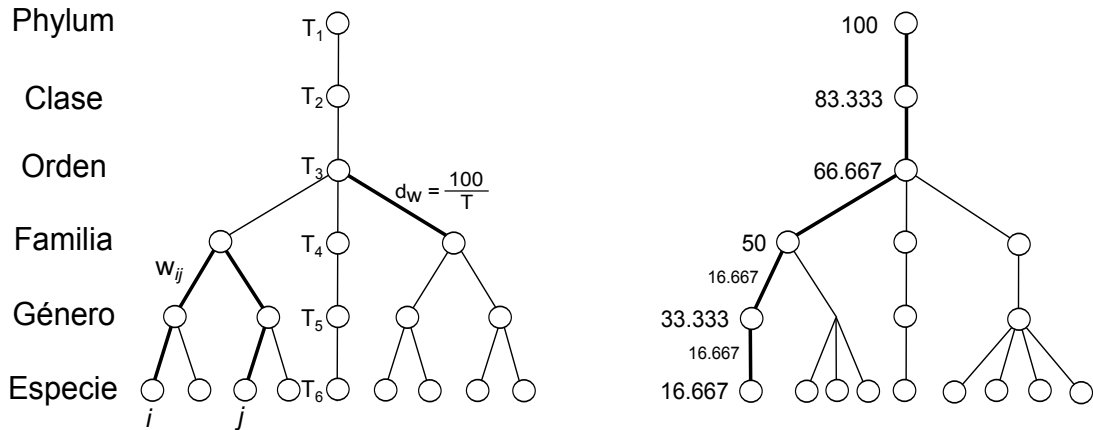


Figura 2.1: Árboles taxonómicos, con el mismo número de especies y diferente arreglo taxonómico. La línea gruesa de color negro indica el peso entre dos jerarquías taxonómicas ($d\omega$) (e. g. de Orden a Familia). T representa el total de jerarquías taxonómicas en un árbol y 100 la distancia máxima entre las especies y la máxima jerarquía taxonómica (e. g. Phylum). Tomado de Nieto-Navarro (2010).

La variación de la distinción taxonómica es la variación de las distancias taxonómicas entre cada par de especies en relación a la AvTD de esa muestra (ec. 2.3; Clarke y Warwick,

2001a).

$$\text{VarTD} = \frac{\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \text{AvTD})^2}{\frac{S(S-1)}{2}} \quad (2.3)$$

Las propiedades de estos estadísticos indican que, a diferencia de los índices de diversidad convencionales, son sensibles a las perturbaciones antropogénicas y no dependen del tamaño de la muestra ni del esfuerzo de muestreo (Warwick y Clarke, 1995; Clarke y Warwick, 1998, 2001a). Esto les da una utilidad extra porque permiten comparar sitios y periodos parcialmente estudiados e incluso muestreados con métodos diferentes.

2.3.2. Diversidad funcional

La inclusión de las funciones de las especies en las mediciones de la diversidad es un enfoque relativamente nuevo, con un aumento ostensible en su uso desde 1990 (Schleuter *et al.*, 2010). Se acepta que la “diversidad funcional”, definida como “el valor y rango de los rasgos funcionales de los organismos en un ecosistema dado” (Tilman, 2001), es clave en los procesos ecosistémicos y las interacciones ecológicas (Mouillot *et al.*, 2007). Mientras los estudios enfocados en la diversidad de especies solo necesitan contar individuos de varias especies (*i. e.* ubicarlos dentro de varias categorías), los estudios de la diversidad funcional tienen que describir una nube multidimensional de puntos en el espacio de rasgos (*i. e.* cada coordenada corresponde a un rasgo medido), donde cada punto representa un individuo o una especie (Schleuter *et al.*, 2010).

La estructura fenotípica de una comunidad puede ser detectada mediante el estudio de los rasgos funcionales (o fenotipos) de las especies coexistentes y la distribución de los valores de los mismos en los ejes de rasgos de la comunidad. Para abordar esta representación comunitaria se han desarrollado diversos enfoques. Algunos emplean la naturaleza multi-dimensional de los fenotipos, mediante estadísticos derivados de un árbol de ramificación mínima, esto es, el camino más corto que conecta las especies en el espacio de rasgos

(distancia al vecino más cercano) (*e.g.* Mouillot *et al.*, 2007; Schamp *et al.*, 2010). Otros enfoques emplean más a fondo las nociones de nicho multidimensional de Hutchinson (1957) y el hipervolumen comunitario de Ricklefs y Travis (1980).

Cornwell *et al.* (2006) desarrollaron un enfoque en el que cuantifican el espacio de nicho ocupado por una comunidad mediante el volumen del polígono convexo, esto es, el contorno convexo más pequeño que encierra los puntos (especies) en un espacio de nicho. Recientemente, Geange *et al.* (2011) evaluaron el grado de partición de recursos entre especies y propusieron métodos generales para combinar múltiples ejes dentro un análisis unificado de superposición de nichos. Este último fue empleado en la presente investigación.

2.3.2.1. Análisis de superposición de nichos de Geange *et al.* (2011)

El análisis unificado de superposición de nichos de Geange *et al.* (2011) toma en cuenta múltiples ejes del nicho, cada uno caracterizado por diferentes tipos de datos (*e.g.* categóricos, discretos, continuos, binarios, puntajes de selección de recursos), y calcula, de manera unificada, la superposición promedio entre nichos. El procedimiento usa una combinación de modelos mixtos y la estimación kernel de funciones de densidad. Los modelos mixtos, basados en una distribución de probabilidad (*e.g.* Bernoulli para datos binarios o Poisson para datos discretos), proveen de aproximaciones flexibles de la distribución observada de datos discretos (*e.g.* ec. 2.4). De manera similar, la estimación kernel de la función de densidad es usada para aproximar la distribución observada con datos continuos (*e.g.* ec. 2.5). Primero se calcula la superposición de nichos en cada dimensión o eje, luego se realiza el cálculo de un índice unificado de superposición promediando los valores de los ejes. A continuación se explican los métodos correspondientes a datos categóricos y continuos (más en Geange *et al.*, 2011).

Superposición de nichos para variables categóricas Si se asume que existen K categorías igualmente disponibles para la especie i y además una distribución Bernoulli (binaria) de las K categorías teniendo en cuenta que estas son una extensión de datos binarios (dos

categorías); entonces, la superposición de nicho (NO) entre las especies i y j (en el eje t) se calcula como:

$$NO_{ijt} = \sum_{k=1}^K \text{mín} (p_{ikt} p_{jkt}) \quad (2.4)$$

donde p_{ik} es el uso proporcional de la categoría k por la especie i , por lo que la suma de los p_{ik} en todas las k categorías es igual a 1. De manera similar, la especie j tiene la proporción p_{jk} .

Superposición de nichos para variables continuas Para datos continuos, la superposición de nicho, basada en la estimación kernel de las funciones de densidad no paramétricas (NO_K), en el eje t se calcula como:

$$NO_{K_{i,j,t}} = 1 - \frac{1}{2} \int |f_{it}(x) - f_{jt}(x)| dx \quad (2.5)$$

donde f_{it} y f_{jt} son las estimaciones kernel de las funciones de densidad para las especies i y j , respectivamente.

Índice unificado de superposición de nichos Una vez calculada la superposición entre las especies i y j para cada tipo de dato, se pueden obtener medidas unificadas de superposición de nichos mediante el promedio de las superposiciones (NO) entre las especies i y j en los diferentes ejes t , donde T es el número total de ejes:

$$NO_{i,j} = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T NO_{i,j,t} \quad (2.6)$$

$NO_{i,j}$ es 0 cuando dos distribuciones están completamente disyuntas y 1 cuando coinciden exactamente.

Diferencias estadísticas en la superposición de nichos Para evaluar si el índice unificado de superposición de nichos de un ensamble de especies dado indica una tendencia

definida hacia el agrupamiento (predicción de la hipótesis de filtro de hábitats, ver Sec. 2.2.1) o el espaciamiento equitativo (predicción de la hipótesis de la similitud límite, ver Sec. 2.2.1) se usa un análisis complementario. Según Geange *et al.* (2011), en la ecología de comunidades, la distribución de las especies en el espacio de nicho es usualmente evaluada para determinar si las especies coexisten mediante la partición de recursos. Dadas i especies y t ejes, para cada eje, hay $\frac{i(i-1)}{2}$ valores de superposición de nichos (dígase x_1, x_2, \dots, x_n) con una media (\bar{x}) y varianza (s^2) asociadas. Para evaluar la distribución de las especies en el espacio de nicho podemos considerar dos casos extremos de la varianza con relación a la media. Una varianza igual a cero ocurre si los nichos individuales de las especies están equitativamente distanciados en el espacio de nicho, con igual media de superposición de nichos para cada par de especies adyacentes. De manera alternativa, una varianza máxima ocurre cuando todas las superposiciones de nichos son 0 o 1, una proporción siendo en 1 ($p = \bar{x}$) y la proporción restante siendo en 0 ($1 - p$). La varianza máxima es $\bar{x}(1 - \bar{x})$ o $p(1 - p)$. Este caso representa un agrupamiento de las especies. Entre estos dos extremos, existirá una varianza asociada con una distribución aleatoria de las especies en el eje del nicho, cuya distribución no será ni espaciada ni agrupada (Fig. A.1). Por lo tanto, la proporción de la máxima varianza (*i. e.* el coeficiente de heterogeneidad; Pledger, 2005) puede ser usada como una medida de espaciamiento equitativo vs agrupamiento:

$$\eta = \frac{s^2}{\bar{x}(1 - \bar{x})} = \frac{s^2}{p(1 - p)} \quad (2.7)$$

Un valor cercano a 0 indica un espaciamiento equitativo y un valor cercano a 1 indica agrupamiento. Una vez calculado el índice, se evalúa si los modelos de los datos están agrupados (η cercano a 1) o espaciados equitativamente (η cercano a 0), mediante la construcción de modelos nulos en los que se calcula el estadístico η con los pseudovalores generados por la aleatorización de las matrices.

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

Laguna Larga se localiza en la costa norte y central de Cayo Coco (Fig. 3.1), islote perteneciente al archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba (22° 33' 01" y 22° 32' 06" N - 78° 21' 18" y 78° 22' 47"). Es una típica laguna litoral de intercambio limitado (*choked lagoon*, *sensu stricto* Kjerfve, 1986), cuya alimentación natural ocurre a través de un canal estrecho (≈ 6 m de ancho), que la comunica con el mar por su sección este. Es un cuerpo de agua alargado y estrecho, con una longitud de 2912 m y un ancho promedio de 79 m, con una superficie de 227886 m² y posee entre 3 m y 4 m en su parte más estrecha hasta 186 m en su parte más ancha. La marea en la región es semidiurna regular con dos pleamares y bajamares, un tiempo de duración similar de alrededor de seis horas y con una amplitud relativamente pequeña (González de Zayas, 2012).

La batimetría es uniforme y se caracteriza por poseer un fondo de sedimentos fangosos, aunque en algunas porciones presenta substratos rocosos, con restos de materiales de construcción, originados por el desarrollo hotelero, y arena. La evolución natural de esta laguna litoral está relacionada con la autocolmatación, debido al crecimiento acentuado de *Rizophora mangle* Linnaeus (mangle rojo) en la salida hacia el mar. Como consecuencia se ha observado una disminución paulatina de los niveles intercambio de agua hacia el resto de la laguna. Por otra parte, han ocurrido modificaciones asociadas al desarrollo hotelero (dragados, rellenos y cierres temporales), las cuales han generado condiciones hidrodinámicas que permiten analizar cada sector por separado como ecosistemas lagunares diferentes. Estos han sido definidos por González de Zayas (2012) como Sección exterior (extremo

este que incluye el canal de comunicación al mar), Sección central (centro de la laguna) y Sección interior (extremo oeste, parte más alejada del canal de comunicación) (Fig. 3.1).

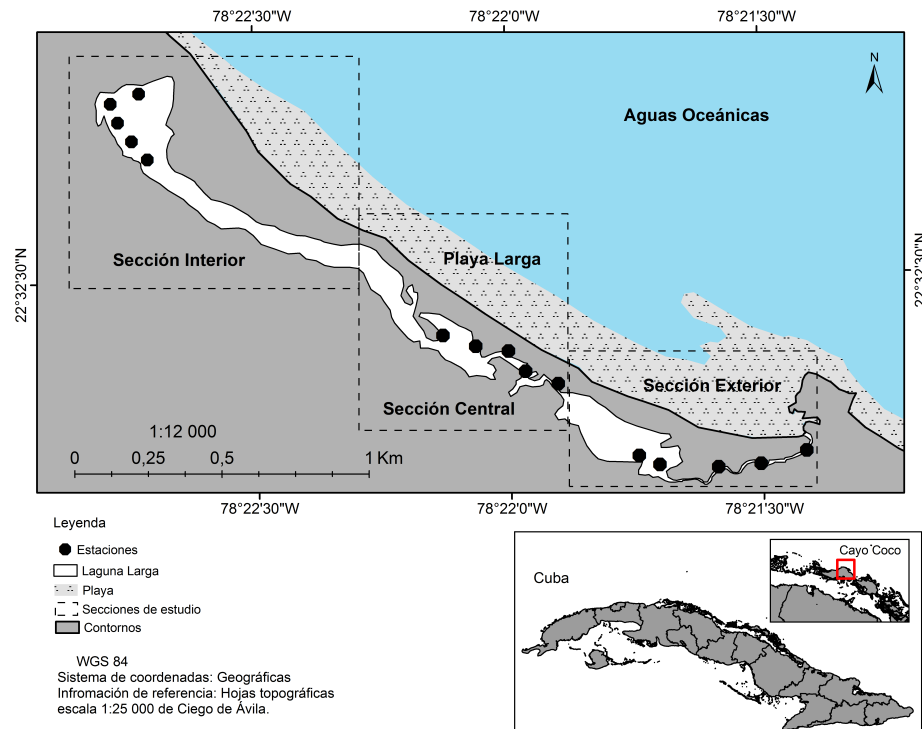


Figura 3.1: Área de estudio, secciones y estaciones de muestreo en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba, para el estudio de superposición de nichos en los ensamblajes de moluscos marinos.

3.2. Métodos de muestreo

3.2.1. Obtención de datos

Los muestreos en Laguna Larga se realizaron en marzo y abril de 2013, de manera independiente en las tres secciones. Se ubicaron cinco estaciones de muestreo por sección (Tabla A.1), y fueron muestreadas con un nucleador (15 cm de diámetro y 20 cm de altura) distribuido de forma aleatoria hasta alcanzar 12 unidades de muestreo (por estación), con una separación entre unidades no menor a 5 m. Las especies de gran porte (talla > 10 cm) presentes dentro un radio de 1 m alrededor del nucleador fueron recolectadas y registradas.

Las muestras de sedimentos fueron lavadas *in situ* mediante la “técnica de tamizado húmedo” (tamaño de malla 1.0 mm) para remover las partículas finas. Los individuos recogidos en diferentes substratos (*e.g.* sobre raíces de *Avicennia germinans* (Linnaeus), sobre el sedimento, a menos de 2 cm debajo de la superficie del sedimento) se mantuvieron separados para su posterior análisis. En el laboratorio las muestras se almacenaron en estado de congelación a -20°C . Posteriormente los moluscos fueron extraídos del sedimento de manera manual bajo un estereoscopio óptico Carl Zeiss (zoom 10X), contados e identificados. En el procesamiento solo se tuvieron en cuenta los individuos vivos. La identificación se realizó según los criterios de Abbott (1954) y Mikkelsen y Bieler (2008); el arreglo taxonómico se basó en Appeltans *et al.* (2012).

3.2.2. Parámetros químicos y sedimentológicos

Cada sección fue caracterizada en base a parámetros físico-químicos y sedimentológicos. Las concentraciones de nutrientes (nitrógeno [NT] y fósforo totales [PT], proporción de nitrógeno y fósforo [N:P], nitrógeno inorgánico disuelto [NID], fosfatos [P- PO_4] y silicatos [SiO₂]), cantidad de oxígeno disuelto (OD), salinidad y temperatura del agua fueron tomados del programa de monitoreo implementado en el Plan de Rehabilitación de Laguna Larga. La cantidad de materia orgánica en el sedimento fue examinada a partir de muestras constituidas por tres réplicas por cada sección con la técnica descrita por Montalvo *et al.* (2002). Las muestras no se correspondieron con los sitios de muestreo debido a la homogeneidad de esta variable dentro de cada sección. El análisis granulométrico se realizó a partir de submuestras extraídas del material destinado a la medición de la materia orgánica. Estas submuestras fueron secadas a 100°C durante 72 h y procesadas en una tamizadora con rangos de filtro entre 0.0062 mm y 4.0 mm. Los datos de tiempo de residencia por sección corresponden a los meses de febrero a abril (temporada poco lluviosa) entre 2007 y 2009, tomados de González de Zayas (2012).

3.2.3. Rasgos funcionales. Ejes del nicho realizado

Se cuantificó el espacio de nicho realizado ocupado por cada especie a lo largo de tres ejes funcionales. Estas variables fueron anotadas por individuos, ordenadas en una matriz de datos intraespecíficos.

Biomasa (dato continuo) Es el primer rasgo debido a que el tamaño del cuerpo está relacionado con la cantidad de energía secuestrada por los individuos y a su importancia en las redes tróficas. Medida como el peso húmedo con concha de los moluscos en una balanza analítica Sartorius de precisión 0.0001 g.

Modo de alimentación (dato categórico) Se categorizó en cuatro clases, donde las especies fueron asignadas en relación con la frecuencia con que han sido catalogadas en la literatura consultada: carnívoro (incluidos los carroñeros), herbívoro, sedimentívoro y suspensívoro.

Posición en el sustrato (dato categórico) Hace referencia al sustrato donde se registró cada individuo: epibionte (sobre sustrato vivo), epifauna (sobre el sedimento), infauna superficial (< 2 cm debajo de la superficie del sedimento) e infauna profunda (> 2 cm debajo de la superficie del sedimento).

3.3. Análisis de datos

3.3.1. Medidas de biodiversidad

Los análisis de las medidas de diversidad y la superposición de nicho, fueron realizados de manera independiente en cada sección de la laguna. Se examinaron índices de diversidad tradicionales (riqueza observada, heterogeneidad de Shannon [H'], equitatividad de Pielou [J']) y los índices de distinción taxonómica promedio (AvTD) y variación de la distinción taxonómica (VarTD) (Warwick y Clarke, 1995; Clarke y Warwick, 1998, 2001a). Para evaluar las diferencias entre las secciones de la laguna en relación a AvTD y VarTD se realizó una prueba de permutaciones de 1000 iteraciones sin remplazo, con los que se obtuvo

la distribución de probabilidad del 95 % de confianza (Warwick y Clarke, 1998; Clarke y Warwick, 2001a). Todos los cálculos fueron realizados en el *software* PRIMER versión 6.1.15 (Clarke y Warwick, 2001b).

3.3.2. Incidencia de las variables abióticas

Para explorar las relaciones entre variables bióticas y abióticas en las secciones de Laguna Larga, se crearon gráficos con las variables riqueza de especies, abundancia, biomasa, cantidad de materia orgánica en el sedimento, salinidad, OD, NID, N:P, tiempo de residencia del agua dentro de la laguna y tamaño de grano del sedimento. Los gráficos fueron creados en el *software* R versión 3.0.1 (R-Core-Team, 2013), luego de la transformación Box-Cox de los datos. Además, se usó el *software* PAST versión 2.17 (Hammer *et al.*, 2001) para realizar un Análisis de Componentes Principales (ACP) basado en la correlación de los datos de las variables antes mencionadas y las siguientes: P-PO₄, SiO₂, PT, NT y la temperatura del agua. Para eliminar las diferencias en las unidades de medida y transformar los datos discretos en continuos se utilizó un algoritmo incluido en el *software*, el cual estandariza los datos mediante la división por sus respectivas desviaciones estándar.

3.3.3. Superposición de nichos

Para evaluar cuál de los procesos ecológicos (*i. e.* similitud límite o filtro de hábitats) explica mejor los modelos estructurales de los ensambles de moluscos marinos estudiados, se analizó la superposición de nichos entre las especies. La evaluación se hizo según el enfoque analítico de Geange *et al.* (2011) para datos categóricos y continuos (ver Sec. 2.3.2.1). Para ello se usaron los rasgos funcionales descritos con anterioridad como ejes del nicho multidimensional realizado de las especies de moluscos marinos.

Se calculó el índice unificado de superposición de nichos (ec. 2.6) entre especies por cada sección de la laguna. Dado que $NO_{i,j}$ puede verse como una medida de asociación entre pares de especies, entonces $d_{i,j} = 1 - NO_{i,j}$ puede considerarse como la distancia entre

las especies i y j . Con estas medidas de distancia se construyó una matriz $s \times s$ ($D = d_{i,j}$), donde s es el número de especies encontradas. A partir de esta matriz D se creó una representación gráfica de un escalado multidimensional no métrico (nmMDS por sus siglas en inglés) de las relaciones entre los nichos de las especies de moluscos marinos encontradas en cada sección de la laguna.

Para evaluar si los modelos de los datos están agrupados (η cercano a 1) o espaciados equitativamente (η cercano a 0), se construyeron modelos nulos en los que se calculó el estadístico η (ec. 2.7) con los pseudovalores generados por 5000 aleatorizaciones de las matrices. Dichas aleatorizaciones se realizaron de acuerdo al algoritmo RA3 de Lawlor (1980), mediante el cual se redistribuyen los ceros y se retiene la cantidad de recursos que es utilizada. Sin embargo, mientras que el algoritmo RA3 redistribuye los usos de recursos agrupados por especies, en el caso que ocupa esta tesis se reasignaron los recursos usados por cada individuo, ya que se usa una matriz con datos intraespecíficos, tal como sugieren Geange *et al.* (2011). Una vez calculado η para cada eje del nicho, se examinaron los valores mínimo y máximo en todos los t ejes del nicho para evaluar si el agrupamiento pudo ocurrir en un eje mientras que en otro existe un espaciamiento equitativo. Finalmente se calculó, el η promedio en los t ejes del nicho para evaluar si la distribución total era agrupada o espaciada equitativamente. Estos análisis se realizaron por cada sección y de manera general para toda la laguna.

Todos los análisis estadísticos relacionados con la superposición de nichos se hicieron en el *software* R versión 3.0.1 (R-Core-Team, 2013) con un programa publicado por Geange *et al.* (2011). El nmMDS se realizó con un algoritmo del paquete de R “vegan” (Oksanen *et al.*, 2013).

4. Resultados

4.1. Diversidad biológica

En Laguna Larga se contaron e identificaron 719 moluscos, pertenecientes a 15 especies. Solo se registraron dos clases, Gastropoda y Bivalvia, la primera de ellas con nueve especies e igual número de familias y la segunda con seis especies y dos familias (Tabla 4.1). La riqueza de especies fue similar entre las secciones de la laguna; seis en la Sección exterior, nueve en la Sección central y siete en la Sección interior (Tabla 4.2). El 47 % y 48 % de los individuos contados se encontraron en las Secciones central e interior, respectivamente (Tabla 4.2; Tabla A.2), donde las especies que más abundantes fueron *Macoma cerina* C. B. Adams, 1845 (36 %) y *Anomalocardia flexuosa* (Linnaeus, 1767) (24 %). *Eurytellina lineata* (Turton, 1819) se consignó como nueva especie para la zona Norcentral de la plataforma insular (archipiélago de Sabana-Camagüey) y *Parastarte triquetra* (Conrad, 1846) constituye un nuevo registro para la fauna de moluscos de Cuba. La especie con los mayores valores de biomasa promedio fue *Lobatus gigas* (Linnaeus, 1758) (977.3333 ± 79.9842 g) y la de menor biomasa promedio fue *P. triquetra* (0.001 ± 0.0005 g) (Tabla 4.3).

De acuerdo con los índices de heterogeneidad (H') y equitatividad (J'), la sección más diversa fue la exterior a pesar de haber sido la de menor número de especies y abundancia. Las restantes dos mostraron números más bajos y similares en estos indicadores (Tabla 4.2). Sin embargo, los índices de diversidad taxonómica evidencian un modelo diferente.

Los valores de la distinción taxonómica promedio (AvTD) por sección no apoyan los resultados antes expuestos. La sección con menor diversidad taxonómica fue la exterior, seguida

Tabla 4.1: Información taxonómica y abundancia por secciones de Laguna Larga, Cayo CO.

Taxones							Secciones								
Clase	Subclase	Orden	Superfamilia	Familia	Género	Especie	Exterior	Central	Interior						
Gastropoda	Neritimorpha	Cycloneritimorpha	Neritoidea	Neritidae	<i>Neritina</i>	<i>virginea</i>	0	14	3						
						<i>costata</i>	0	9	7						
	Caenogastropoda	Sorbeoconcha	Cerithioidea	Potamidoidea	Potamidoidea	<i>Cerithium</i>	<i>muscarum</i>	0	3	0					
							<i>minima</i>	0	0	30					
							Littorinimorpha	Stromboidea	Strombidae	<i>Lobatus</i>	<i>gigas</i>	6	0	0	
											<i>apicinum</i>	0	0	38	
							Neogastropoda	Muricoidea	Marginelloidea	Marginellidae	<i>Prunum</i>	<i>apicinum</i>	0	0	38
												<i>elegans</i>	0	3	0
	Heterobranchia	Cephalaspidea	Bulloidea	Bullidae	<i>Bulla</i>	<i>striata</i>	0	27	0						
						Eupulmonata	Ellobioidea	Ellobiidae	<i>Melampus</i>	<i>coffea</i>	0	11	40		
<i>lineata</i>										4	0	0			
Bivalvia	Heterodonta	Veneroidea	Tellinoidea	Tellinidae	<i>Eurytellina</i>	<i>lineata</i>	4	0	0						
						<i>cerina</i>	0	149	108						
						<i>euvitreus</i>	7	0	0						
						Veneroidea	Veneridae	<i>Parastarte</i>	<i>triquetra</i>	3	75	0			
									<i>cancellata</i>	6	0	0			
									<i>flexuosa</i>	5	50	121			

Tabla 4.2: Diversidad biológica (medidas de diversidad convencionales e índices de distinción taxonómica) de los ensambles de moluscos marinos por secciones de Laguna Larga, Cayo Coco. S =riqueza de especies observadas, N = abundancia, J' = equitatividad, H' = heterogeneidad, AvTD = distinción taxonómica promedio, VarTD = variación de la distinción taxonómica.

	S	N	J'	H'	AvTD	VarTD
Sección exterior	6	31	0.9802	1.756	49.5	1334
Sección central	9	341	0.7274	1.598	79.8	660.6
Sección interior	7	347	0.7983	1.553	80.54	541.4

Tabla 4.3: Rasgos funcionales por especies registrados en Laguna Larga, Cayo Coco. SD = desviación estándar.

Especie	Biomasa (SD)	Alimentación	Posición
<i>Neritina virginea</i>	0.5921 (0.0615)	herbívoro	epibionte
<i>Cerithidea costata</i>	0.2229 (0.0591)	sedimentívoro	epifauna
<i>Cerithium muscarum</i>	0.3949 (0.0616)	sedimentívoro	epifauna
<i>Lampanella minima</i>	0.181 (0.0636)	sedimentívoro	epifauna y epibionte
<i>Lobatus gigas</i>	977.3333 (79.9842)	herbívoro	epifauna
<i>Prunum apicinum</i>	0.4664 (0.1315)	carnívoro	epifauna
<i>Haminoea elegans</i>	0.0401 (0.0044)	herbívoro	epifauna
<i>Bulla striata</i>	0.6167 (0.0481)	carnívoro	epifauna
<i>Melampus coffea</i>	0.5738 (0.0934)	sedimentívoro	epibionte
<i>Eurytellina lineata</i>	1.9584 (0.1592)	sedimentívoro facultativo	infauna profunda
<i>Macoma cerina</i>	0.2531 (0.0463)	sedimentívoro facultativo	infauna profunda
<i>Angulus euvitreus</i>	0.2981 (0.01)	sedimentívoro facultativo	infauna profunda
<i>Parastarte triquetra</i>	0.001 (0.0005)	suspensívoro	infauna superficial
<i>Chione cancellata</i>	2.7245 (0.2731)	suspensívoro	infauna superficial
<i>Anomalocardia flexuosa</i>	0.4219 (0.2409)	suspensívoro	infauna superficial

de la Sección central y la interior, las dos últimas con valores similares de AvTD (Tabla 4.2). La representación gráfica de la prueba de permutación para AvTD (Fig. 4.1) muestra que la Sección exterior está por debajo del límite inferior del área de confianza (95 %; $p=0.016$), a diferencia de las restantes secciones. La variación de la distinción taxonómica (VarTD) también mostró las diferencias entre la Sección exterior y las demás secciones (Fig. 4.2) e indica una varianza mayor en la exterior. La representación gráfica de la prueba de permutaciones para VarTD muestra a la Sección exterior cerca del límite superior de confianza (95 %), mientras que las Secciones central e interior están por debajo de la media esperada aunque dentro de los límites de confianza.

4.2. Incidencia de las variables abióticas

La Tabla 4.4 expone la información usada en la exploración de las variables con incidencia potencial sobre los ensambles de moluscos marinos de Laguna Larga. Los resultados del procesamiento primario de los datos (Fig. 4.3) no muestran resultados concluyentes respecto a la correspondencia entre las variables analizadas en las tres secciones de Laguna

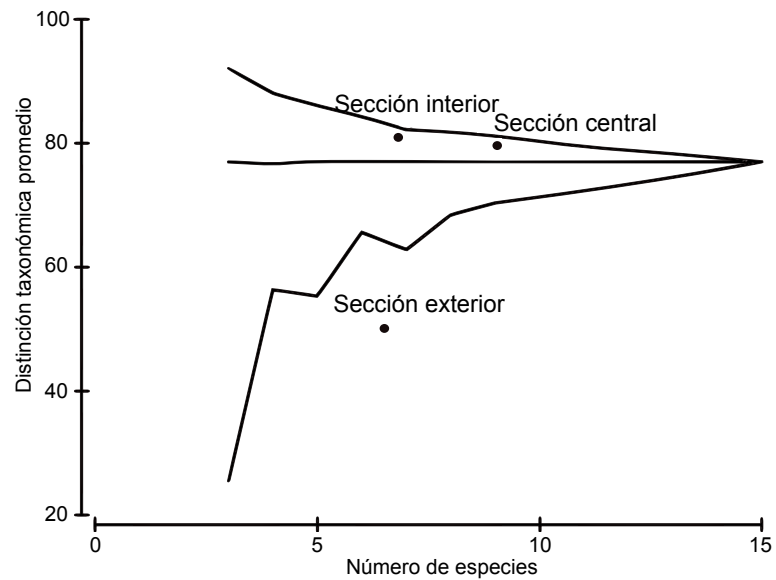


Figura 4.1: Distinción taxonómica promedio de cada sección de Laguna Larga, Cayo Coco, por sus respectivos números de especies. La línea horizontal muestra la media esperada y la curva de densidad el 95 % del límite de confianza de la prueba de permutaciones de 1000 iteraciones.

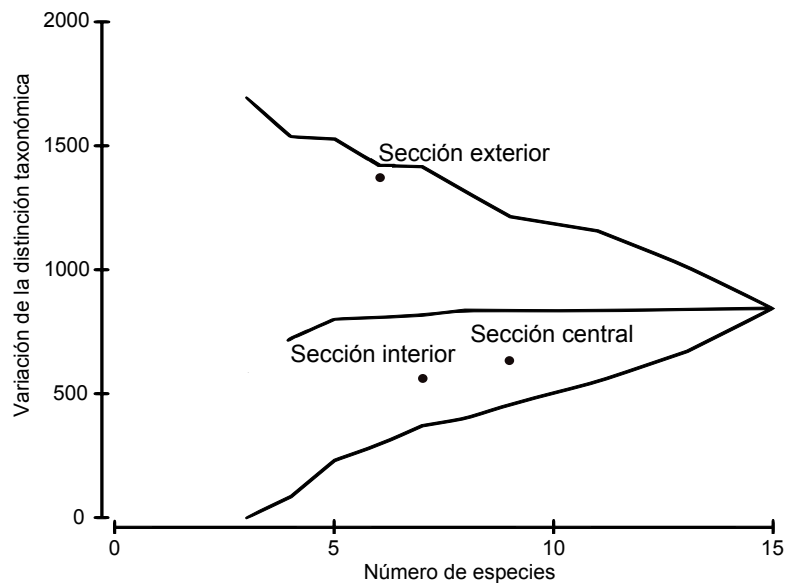


Figura 4.2: Variación de la distinción taxonómica de cada sección de Laguna Larga, Cayo Coco, por sus respectivos números de especies. La línea horizontal muestra la media esperada y la curva de densidad el 95 % del límite de confianza de la prueba de permutaciones de 1000 iteraciones.

Larga. La riqueza de especies y la biomasa de moluscos no se relacionan con ninguno de los factores abióticos medidos. La Fig. 4.3a sugiere una relación estrecha entre la abundancia y la P:N, cuyas rectas se comportan de manera similar; asimismo, el NID a pesar de tener valores menores también muestra una tendencia similar a las variables mencionadas. En la Fig. 4.3b no se observan relaciones aparentes entre las variables incluidas en el análisis, a diferencia de la Fig. 4.3c en la que las variables abundancia, tiempo de residencia y tamaño de grano del sedimento presentan comportamientos que sugieren cierta relación entre ellas aunque esta no es clara. Como se muestra a continuación, el ACP sí identifica con más claridad las posibles relaciones entre las variables medidas.

Los tres primeros componentes del ACP explicaron el 100 % de la varianza acumulada (Tabla 4.5). El primer componente incluyó el 50.5 % de la varianza y tuvo la mayor correlación positiva con las variables abundancia de individuos, proporción de nitrógeno y fósforo, tiempo de residencia y tamaño de grano del sedimento. El resto de las variables presentaron correlaciones similares entre sí y menores que las variables mencionadas anteriormente (Tabla 4.6; Fig. 4.4). El segundo componente incluyó el 33.7 % de la varianza y estuvo correlacionado positivamente con la biomasa, mientras que su correlación con la otras variables fue baja (Tabla 4.6; Fig. 4.4). El tercer componente incluyó el restante 15.8 % de la varianza y estuvo positivamente correlacionado con el tiempo de residencia y negativamente con la abundancia de individuos (Tabla 4.6; Fig. 4.4).

Tabla 4.4: Variables medidas en Laguna Larga, Cayo Coco, usadas en el procesamiento primario de los datos y el ACP. S=riqueza de especies, N=abundancia, B=biomasa total, MO=materia orgánica, OD=oxígeno disuelto, P-PO₄=fosfatos, SiO₂=silicatos, NID=nitrógeno inorgánico disuelto, N:P=proporción de nitrógeno y fósforo, PT=fósforo total, NT=nitrógeno total, Sal=salinidad, Temp=temperatura, T=tiempo de residencia, G=tamaño de grano del sedimento.

Variables	Sección exterior	Sección central	Sección interior
S	6	9	7
N	31	341	347
B (g)	5893.8991	95.6245	124.1305
MO (%)	13.74	13.5	13.36
OD (mg/L)	5.98	2.415	3.8
P-PO ₄ (μM)	0.16	0.21	0.34
SiO ₂ (μM)	3.08	4.61	5.76
NID (μM)	7.6	66.09	127.03
N:P	48	308	437
PT (μM)	1.19	2.54	7.46
NT (μM)	46.09	106.39	233.29
Sal (ups)	36.5	36	32
Temp (°C)	25.9	26.8	28.2
T (días)	11	53	880
G (μm)	158.3	163.3	690.1

Tabla 4.5: Contribución de los tres primeros componentes a la varianza total en un ACP para la evaluación de la incidencia de variables abióticas sobre la estructura de los ensambles de moluscos marinos presentes en Laguna Larga, Cayo Coco.

Componentes principales	Eigenvalue	% Varianza explicada	% Varianza acumulada
1	1.5168	50.5	50.5
2	1.01008	33.7	84.2
3	0.473117	15.8	100

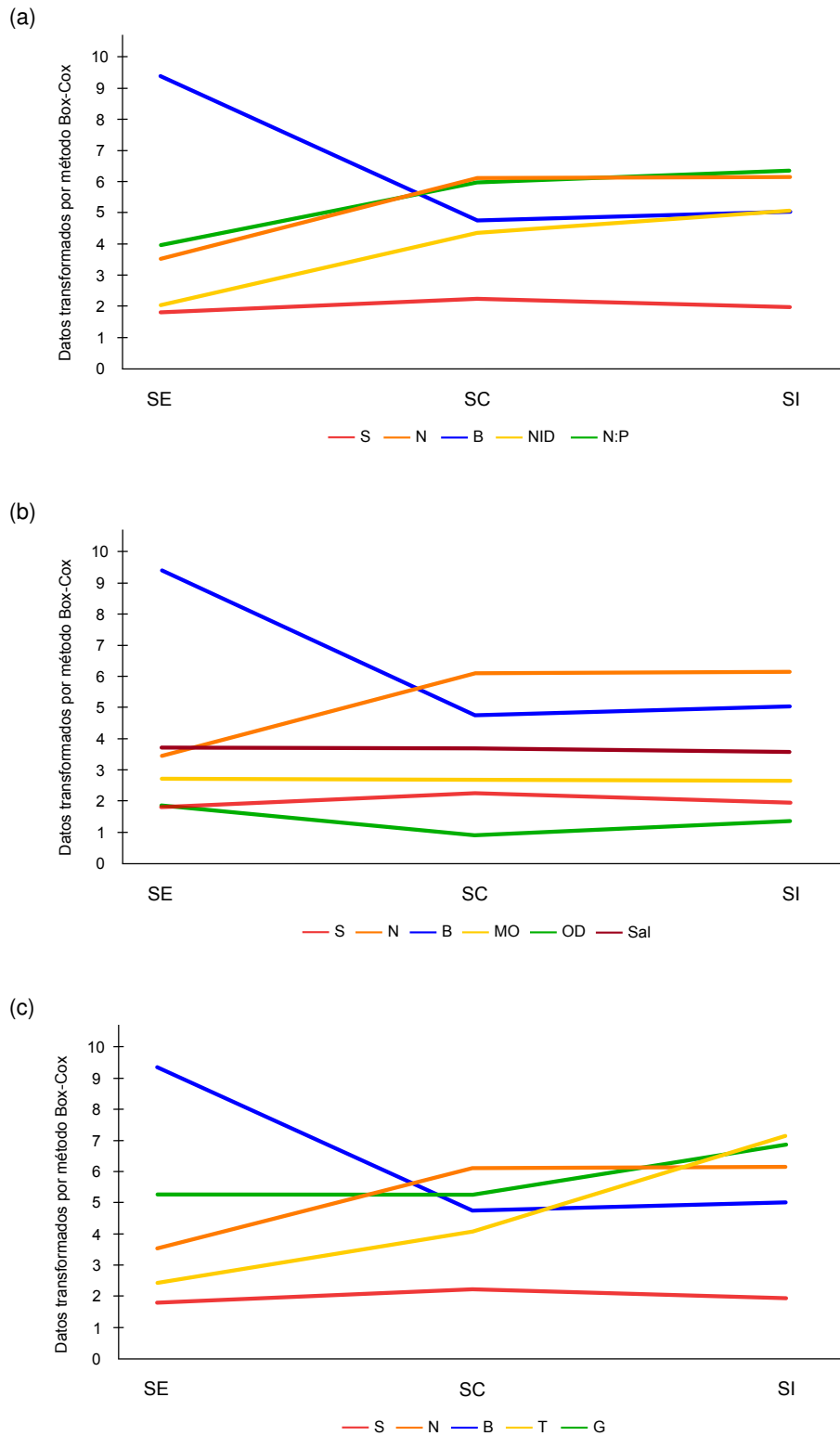


Figura 4.3: Relación entre variables bióticas y abióticas a lo largo del gradiente ambiental de Laguna Larga, Cayo Coco. S = riqueza de especies, N = abundancia, B = biomasa total, NID = nitrógeno inorgánico disuelto, N:P = proporción de nitrógeno y fósforo, MO = materia orgánica, OD = oxígeno disuelto, Sal = salinidad, T = tiempo de residencia, G = tamaño de grano del sedimento, SE = Sección exterior, SC = Sección central, SI = Sección interior.

Tabla 4.6: Correlación entre los componentes principales y las variables medidas en Laguna Larga, Cayo Coco, obtenidas por el ACP. S = riqueza de especies, N = abundancia, B = biomasa total, MO = materia orgánica, OD = oxígeno disuelto, P-PO₄ = fosfatos, SiO₂ = silicatos, NID = nitrógeno inorgánico disuelto, N:P = proporción de nitrógeno y fósforo, PT = fósforo total, NT = nitrógeno total, Sal = salinidad, Temp = temperatura, T = tiempo de residencia, G = tamaño de grano del sedimento.

Variabes	Componente 1	Componente 2	Componente 3
S	-0.94939	-0.2824	-0.048265
N	2.0647	-0.046504	-1.3119
B	-0.14588	3.6148	0.22857
MO	-0.90413	-0.27492	-0.060288
OD	-1.0001	-0.28788	-0.014195
P-PO ₄	-1.0232	-0.29277	-0.0093571
SiO ₂	-0.9809	-0.28824	-0.023556
NID	-0.27384	-0.26299	-0.11006
N:P	2.0811	-0.096197	-0.87133
PT	-0.98993	-0.29204	-0.0061726
NT	0.25767	-0.23164	-0.095824
Sal	-0.7113	-0.24377	-0.15514
Temp	-0.78037	-0.25856	-0.10681
T	1.5644	-0.51075	1.8788
G	1.7911	-0.24615	0.70551

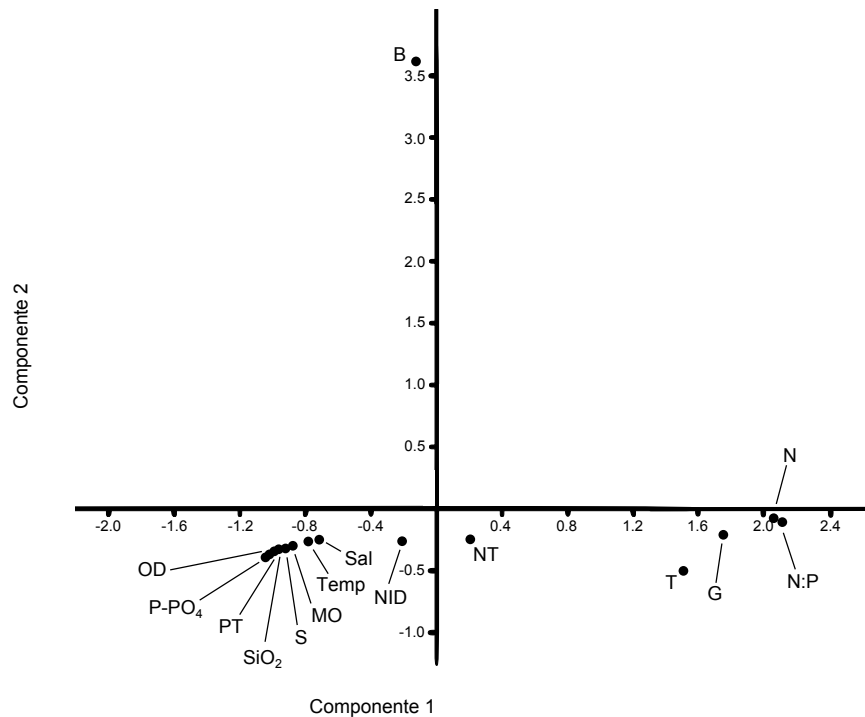


Figura 4.4: Posición de las variables medidas en Laguna Larga, Cayo Coco, con respecto a los primeros dos componentes principales obtenidos en el ACP.

4.3. Superposición de nichos

En la Sección exterior, se crearon dos grupos de especies con nichos realizados significativamente similares entre sí. El primero compuesto por *E. lineata* y *Angulus euvitreus* (Boss, 1964) (superposición = 0.667; Tabla A.3; Fig. 4.5), y el segundo lo integraron *A. flexuosa*, *P. triquetra* y *Chione cancellata* (Linnaeus, 1767) (superposición promedio \approx 0.6; Tabla A.3; Fig. 4.5). Por otro lado, *L. gigas* presentó el nicho local realizado más disímil con respecto al de las demás especies (superposición $< 10^{-12}$; Tabla A.3; Fig. 4.5). En general, el nicho realizado de las seis especies no mostró una tendencia hacia el agrupamiento o espaciamiento equitativo en su distribución a través del espacio de nicho ($p > 0.01$; Tabla 4.7). El análisis de superposición de nichos reveló agrupamientos de las especies entorno a dos de los rasgos funcionales estudiados: la biomasa y la posición en el sustrato (Tabla 4.7). Un resultado diferente se observó al eliminar la información de *L. gigas*, único gasterópodo registrado en el sitio y con biomasa, modo de alimentación y hábitat diferente al resto de las especies. En

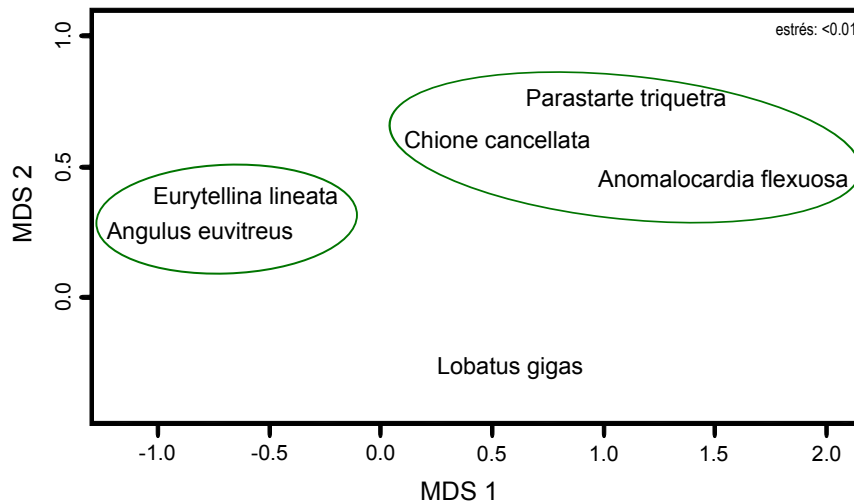


Figura 4.5: Similitudes interespecíficas en una superposición de nicho “unificada” entre seis especies de moluscos marinos de la Sección exterior de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación con tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. Las elipses incluyen las especies con los nichos más similares.

este caso, el nicho realizado de las cinco especies de bivalvos evidenció un agrupamiento significativo en su distribución (1000 aleatorizaciones, $p < 0.01$).

En la Sección central, de las nueve especies de moluscos, *Cerithium muscarum* Say, 1832 y *Cerithidea costata* (da Costa, 1778) mostraron los nichos realizados más similares (superposición = 0.71; Tabla A.5; Fig. 4.6); mientras que los menos similares se observaron entre *Haminoea elegans* (Gray, 1825) y *Melampus coffea* (Linnaeus, 1758) (superposición = 7.2×10^{-17}), y entre *H. elegans* y *M. cerina* (superposición = 4.6×10^{-17} ; Tabla A.5). *P. triquetra* mostró igualmente superposiciones de nicho muy bajas con seis de las ocho especies restantes. Sin embargo, el nicho realizado de las nueve especies manifestó un agrupamiento significativo en su distribución en el espacio de nicho ($p < 0.01$; Tabla 4.7). Las especies mostraron agrupamientos en los tres rasgos funcionales analizados (Tabla 4.7).

En la Sección interior, de las siete especies registradas, *C. costata* y *Lampanella minima* (Gmelin, 1791) mostraron los nichos realizados más similares (superposición = 0.796; Tabla A.4; Fig. 4.7). El resto de los pares de especies mostraron diferencias significativas en sus nichos realizados, con la excepción de los pares *C. costata* y *M. cerina* (super-

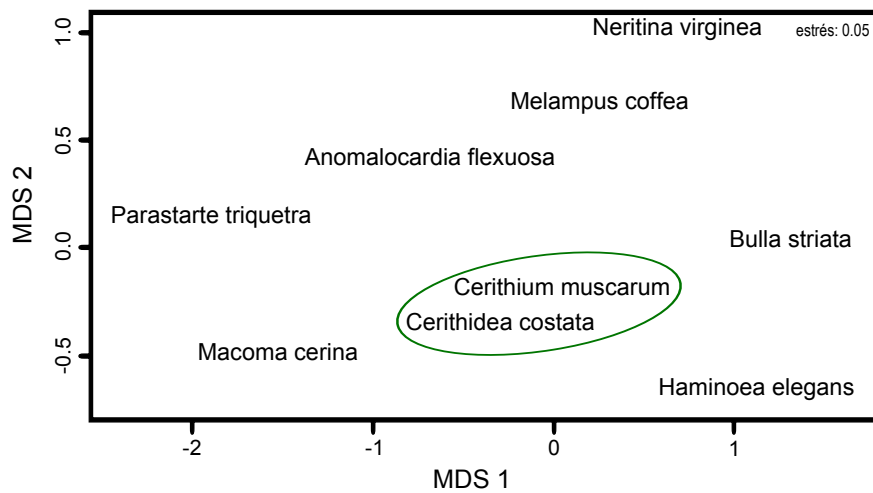


Figura 4.6: Similitudes interespecíficas en una superposición de nicho “unificada” entre nueve especies de moluscos marinos de la Sección central de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación a tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. La elipse incluye las especies con los nichos más similares.

posición = 0.573) y *M. coffea* y *Neritina virginea* (Linnaeus, 1758) (superposición = 0.517) (Tabla A.4; Fig. 4.7). Al igual que en la Sección central, el nicho realizado de las siete especies reveló un agrupamiento significativo en su distribución en el espacio de nicho ($p < 0.01$; Tabla 4.7). Las especies mostraron agrupamientos en los rasgos biomasa y posición en el sustrato (Tabla 4.7).

En general, en Laguna Larga se observó un modelo diferente al analizado en las secciones. El análisis de superposición reveló un distanciamiento significativo de la distribución, en el espacio de nicho, de las 15 especies de moluscos registradas en la laguna ($p < 0.01$; Tabla 4.7). Este distanciamiento solo mostró significación estadística en el modo de alimentación, mientras que los restantes dos rasgos funcionales evidenciaron un agrupamiento significativo.

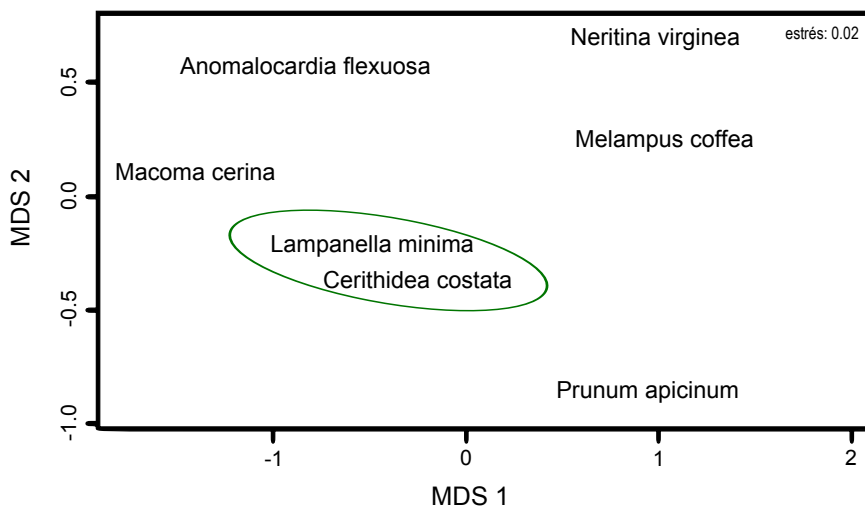


Figura 4.7: Similitudes interespecíficas en una superposición de nicho “unificada” entre siete especies de moluscos marinos de la Sección interior de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación a tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. La elipse incluye las especies con los nichos más similares.

Tabla 4.7: Medidas de espaciamiento vs agrupamiento, calculadas en una prueba de modelos nulos, por sección y total de Laguna Larga, Cayo Coco, en el espacio de nicho, en relación a tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Las distribuciones espaciadas equitativas o agrupadas estadísticamente significativas están indicadas en negrita ($p < 0.01$).

Secciones		Modo de alimentación	Posición en el sustrato	Masa	Total
Exterior	Prueba de agrupamiento	0.802	< 0.001	< 0.001	0.779
	Prueba de diferenciación	0.198	> 0.999	> 0.999	0.221
Central	Prueba de agrupamiento	0.006	< 0.001	< 0.001	< 0.001
	Prueba de diferenciación	0.994	> 0.999	> 0.999	> 0.999
Interior	Prueba de agrupamiento	0.069	> 0.999	> 0.999	< 0.001
	Prueba de diferenciación	0.931	< 0.001	< 0.001	> 0.999
Laguna	Prueba de agrupamiento	> 0.999	< 0.001	< 0.001	> 0.999
	Prueba de diferenciación	< 0.001	> 0.999	> 0.999	< 0.001

5. Discusión

La riqueza total de especies de moluscos marinos fue baja en Laguna Larga, resultado similar al encontrado en otros estudios en lagunas costeras cubanas. Lalana (1989) en un estudio realizado en las lagunas El Ciego y Manatí del sistema lagunar Tunas de Zaza (sur de Sancti Spíritus), registró solo seis especies de moluscos en la primera y ninguna en la segunda. Por otro lado, Lalana *et al.* (1994) encontraron 9 especies en la laguna Guanaroca (Cienfuegos), mientras que Guardia *et al.* (2003) registraron 18 especies en la laguna costera El Guanal (Cayo Largo). En un estudio reciente, Olivera y Guimaraes (2012) registraron 4 especies en una laguna en Ciénaga de Zapata (Matanzas), 8 en Cayo Carahatas (Villa Clara) y 12 en Santa Lucía (Camagüey); aunque este trabajo solo tuvo en cuenta los moluscos asociados a la fanerógama sumergida *Ruppia maritima* Linnaeus.

Contrario a lo esperado, la diversidad de especies no reflejó el gradiente ambiental de Laguna Larga. Dado que la mayoría de los parámetros físico-químicos medidos indican una progresiva degradación ambiental hacia el interior de la laguna (González de Zayas, 2012; González de Zayas *et al.*, 2013), se esperaba que la diversidad de moluscos se redujera a lo largo del gradiente. Las relaciones entre las variables abióticas y la diversidad de especies y la abundancia no fue clara. Solamente resalta que la abundancia fue mayor en las áreas de menor tasa de intercambio de agua, donde la estabilidad hidrodinámica permite el incremento de las concentraciones de nutrientes y cambios en la granulometría del sustrato. Sin embargo, es posible que esta influencia haya sido mayor sobre el funcionamiento del ensamble de moluscos y sobre la abundancia relativa de las especies. En las Secciones central e interior resalta la dominancia de especies como *A. flexuosa* y *M. cerina*, a diferencia de la Sección exterior donde el número de individuos por especies fue semejante. Sobre

M. cerina existen pocos registros en sistemas lagunares, al contrario de *A. flexuosa* la cual ha sido ampliamente reconocida como una especie euritópica dominante en ecosistemas costeros (Rodrigues *et al.*, 2010), junto a géneros como *Tagelus*, *Brachidontes*, y *Chione* (*e.g.* Espinosa 1992; Ortiz y Lalana 2005), de los cuales solo el último fue registrado. La dominancia de unas pocas especies y la presencia de varias especies raras en las Secciones central e interior quedaron reflejadas en los índices de heterogeneidad y equitatividad, los cuales descendieron progresivamente desde la Sección exterior hasta la interior.

No obstante, los índices de distinción taxonómica indicaron lo contrario. La baja distinción taxonómica promedio de la Sección exterior sugiere un deterioro en las condiciones ambientales; ya que, según Warwick y Clarke (1998), es común que los hábitats con alguna forma de degradación ambiental posean bajos valores de AvTD. Sin embargo, los resultados de González de Zayas *et al.* (2013) muestran a la Sección exterior como la única con características oligotróficas dentro de la laguna debido al alto intercambio de agua con el mar adyacente. Dicha sección comprende parte del canal de comunicación de la laguna con el mar y es el único sitio donde se observan altas corrientes en la columna de agua cuando cambia la marea. La velocidad de la corriente de agua puede ser la razón de que, con excepción de *L. gigas*, los moluscos de esta sección fueran exclusivamente bivalvos sedimentívoros facultativos o suspensívoros pertenecientes a un mismo orden y dos familias. Warwick y Clarke (1998) señalan que AvTD es menor en sitios impactados porque poseen más especies estrechamente relacionadas (*e.g.* del mismo género o familia) que los sitios no impactados. Es posible además que la escasa diversidad trófica en esta sección haya reducido el AvTD, lo cual coincide con los resultados de estos autores que registran en su trabajo una relación directa entre el descenso de AvTD y la reducción de la diversidad trófica de nemátodos marinos en sitios impactados.

La velocidad de la corriente también explica la presencia del único gasterópodo de la Sección exterior, su biomasa le proporciona una adaptación efectiva ante las fuertes corrientes. En las Secciones central e interior, esta variable puede no ser un agente estresante debido a la obstrucción provocada por el excesivo crecimiento del manglar y a los desechos sólidos generados por la infraestructura hotelera del área (González de Zayas, 2012). En estas

secciones el número de especies fue más equitativo entre gasterópodos y bivalvos y la diversidad de taxones superiores (*e. g.* subclases y órdenes) fue mayor. Esto quedó reflejado también en la VarTD, este índice mide la falta de equitatividad en el árbol filogenético de una lista de especies dada y fue afectado por la existencia de una única rama derivada de la clase Gastropoda y varias de la clase Bivalvia en la Sección exterior; un modelo diferente y más equitativo se obtuvo en las Secciones central e interior.

De manera general, las medidas de distinción taxonómica no se correspondieron con la dirección de degradación ambiental observada por González de Zayas *et al.* (2013) (Sección exterior (oligotrófica) → Sección central (mesotrófica) → Sección interior (eutrófica)). La dificultad de estos índices para discriminar entre sitios impactados fue abordada por Salas *et al.* (2006), cuyos resultados no apoyan lo planteado por Warwick y Clarke (1994) sobre la respuesta monotónica de los índices a lo largo de un gradiente ambiental. De manera similar, Somerfield *et al.* (1997) no encontraron un modelo consistente entre el descenso de la diversidad taxonómica de ensamblajes de la macrofauna marina y el incremento del impacto ambiental. Sin embargo, dado que el número de especies encontrado en esta investigación no es representativo de la diversidad regional de especies (342 especies de moluscos; Alcolado *et al.*, 2007), es posible que la capacidad de discriminación de los índices taxonómicos haya sido afectada. Al respecto, Warwick y Clarke (1998) comentan que las listas de referencia creadas a partir de muestreos en una o pocas áreas, y por ende no representativas de la diversidad regional, podrían disminuir la potencia de los índices para detectar diferencias significativas en los gradientes ambientales.

Los dos grupos de especies observados en el análisis de superposición de nichos de la Sección exterior fueron definidos por la posición en el sustrato, ya que las variables modo de alimentación y biomasa puede que no hayan influido la definición de los conjuntos. Aunque los telínidos *E. lineata* y *A. euvitreus* son predominantemente sedimentívoros, es probable que se hayan comportado como especies suspensívoras, estrategia de alimentación de las restantes tres especies. Según Sanders (1958) y Arruda *et al.* (2003), en hábitats donde los procesos hidrodinámicos y el transporte de sedimentos son dominantes las especies de la familia Tellinidae suelen cambiar de sedimentívoras a suspensívoras. El valor promedio de

la biomasa no fue sustancialmente diferente entre ellas en comparación con los datos de *L. gigas*. Esta especie, conocida comúnmente como cobo, presentó el nicho más diferente con respecto a las demás, resultado predecible al ser la única herbívora, de hábito epifaunal y de biomasa superior a las demás especies.

A pesar de las similitudes entre especies, en la Sección exterior no se observó un predominio de los procesos de similitud límite o filtro de hábitats. Sin embargo, con la exclusión de *L. gigas* en los análisis, sí se observa la influencia de un filtro ambiental sobre el ensamble de moluscos. Las corrientes de marea pueden explicar este resultado, cuya presión “selecciona” especies suspensívoras e infaunales exclusivamente. Este factor además puede explicar la baja abundancia de individuos en este sitio. Biles *et al.* (2003) y Siddon y Witman (2003) plantean que aunque un flujo de agua lento y constante pueda no ser suficiente para remover a un individuo del substrato, sí puede modificar su conducta y con ello disminuir el tamaño de las poblaciones. Por ejemplo, la cantidad de alimento encontrada por Kamermans (1994) en el estómago de los bivalvos suspensívoros disminuyó cuando la velocidad de la corriente de agua aumentó, lo que sugiere un efecto negativo de la misma sobre la tasa de filtración de dichos organismos. Resultados similares han sido observados por Wildish y Miyares (1990) y Cole *et al.* (1992).

Otra causa posible del filtro ambiental es la depredación por peces y crustáceos. Aunque en la Sección exterior se ha registrado un bajo número de peces bentófagos (Salvat-Torres, 2011), las poblaciones de *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 son relativamente grandes. Estos consumidores suelen depredar los sifones de los bivalvos, al menos el extremo apical, particularidad que usualmente afecta a especies sedimentívoras, lo que provoca en muchos casos su eliminación o el cambio de modo de alimentación a suspensívoros (en las especies facultativas, como los telínidos) (Kamermans, 1994). Según Siddon y Witman (2003), la influencia de los depredadores sobre las comunidades bentónicas aumenta cuando el flujo de agua disminuye, aunque reconocen que esta situación no aplica en los casos donde los depredadores son altamente móviles, como la mayoría de los peces y crustáceos bentófagos.

En la Sección central, las únicas dos especies con nichos similares, *C. costata* y *C. muscarum*, poseen características idénticas en los tres rasgos medidos: son sedimentívoros, de hábito epifaunal y con biomasa similares. Este grado de coincidencia en los rasgos funcionales no se observó en ningún otro caso, salvo entre *P. triquetra* y *A. flexuosa*, cuyos modos de alimentación y posición en el sustrato coinciden pero sus biomasa promedio fueron muy diferentes. Precisamente esta diferencia de masa entre *P. triquetra* y las demás especies pudo ser la causa de su baja superposición de nichos. Los otros casos de disimilitud significativa correspondieron a especies con distribuciones separadas en los ejes de nicho medidos. Por ejemplo, la diferencia entre los gasterópodos *H. elegans* y *M. coffea* se debió a que la primera es herbívora y de hábito epifaunal y la segunda es sedimentívora y fue encontrada siempre epibionte sobre raíces de *A. germinans*; y entre *H. elegans* y *M. cerina* se debió a que la segunda es un bivalvo sedimentívoro facultativo de hábito infaunal profundo. De manera general, las especies encontradas en esta sección son típicas de ecosistemas lagunares costeros y comparten similar tolerancia a las grandes fluctuaciones de la salinidad, a las altas temperaturas y a la eutrofización (Ortiz y Lalana, 2005; Olivera y Guimaraes, 2012).

A pesar de encontrar un solo par de especies con nichos similares, la estructura del ensamblaje de especies se corresponde con las predicciones de la hipótesis de filtro de hábitats. Es posible que las diferencias en la utilización de los recursos de las especies no hayan sido lo suficientemente grande como para afectar la distribución total del ensamblaje de especies, aunque sí para distinguir algunos casos particulares. Un resultado similar fue encontrado por Geange *et al.* (2011), en su análisis de superposición de cinco especies de plantas alpinas en Nueva Zelanda, las escasas diferencias en la altitud causaron un agrupamiento general en el espacio de nicho realizado, aunque en particular solo dos especies resultaran similares.

El agrupamiento del ensamblaje en el espacio de nicho y la elevada abundancia en esta sección se debe a una reducción sustancial de la corriente agua y al incremento de la proporción de nitrógeno y fósforo. El descenso en el flujo de agua provocado por el crecimiento excesivo de *R. mangle* en la laguna puede permitir la retención de nutrientes el tiempo suficiente

como para ser utilizado por los productores primarios (microalgas, mangle) (González de Zayas, 2012). Esto provocaría el incremento de la concentración de plancton necesario para sustentar una población de moluscos más o menos numerosa que se alimente de ellos por medio de la filtración y el consumo de detritus. El agrupamiento en el eje de posición en el sustrato probablemente sea resultado del enmascaramiento de las especies poco comunes por las especies más abundantes del sitio, que ocuparon dos de las cuatro categorías utilizadas en el trabajo.

El agrupamiento en el modo de alimentación indica una aparente redundancia funcional en este rasgo debido probablemente a la coexistencia de cuatro especies de sedimentívoros y al éxito adaptativo de dos de las tres especies más abundantes del sitio, *P. triquetra* y *A. flexuosa*, ambos bivalvos suspensívoros. Tales modelos de superposición en el nicho trófico han sido observados también en otras lagunas costeras (e. g. Lalana y Gosselck 1986; Guardia *et al.* 2003; Olivera y Guimaraes 2012). Según Begon *et al.* (2006), estas observaciones son comunes en hábitats donde los recursos se distribuyen en mosaico ya que las especies con nichos similares pueden coexistir sin llegar a una exclusión competitiva. No obstante, este no debe ser el caso de la Sección central de Laguna Larga, ya que en la zona donde se realizaron los muestreos no existen espacios evidentes con más protección que otros con relación a la corriente de agua y los depredadores, por lo que los recursos se deben distribuir más o menos de manera equitativa en este sitio. Además, los muestreos no fueron realizados frente a alguna zona en particular con mayores oportunidades de incorporar nutrientes en el área.

Teóricamente, dos especies que superpongan sus nichos deben competir fuertemente por determinados recursos y esta interacción conducirá en la mayoría de los casos a una exclusión competitiva (Begon *et al.*, 2006). De acuerdo con Shorrocks *et al.* (1984), la competencia interespecífica no necesariamente afecta la composición de las comunidades o ensambles, pero sí es capaz de modular los tamaños poblacionales de las especies que lo componen. Esta podría ser la situación que se analiza, si se tiene en cuenta que tres de las especies sedimentívoras registradas en el área se comportaron como raras. Para Jaksic y Marone (2007) una de las consecuencias directas de la exclusión competitiva es la re-

ducción poblacional de al menos una de las especies interactuantes, en comparación con el comportamiento esperado en una situación de no competencia. Además, la interacción antagónica entre dos especies puede solo darse en un eje del nicho y relajarse en otro (Schoener, 1974), situación aplicable a *P. triquetra* y *A. flexuosa*. Ya que ambas comparten el mismo modo de alimentación, la biomasa notablemente inferior de *P. triquetra* en relación a *A. flexuosa*, puede implicar una necesidad de requerimientos energéticos netos menor para la primera con respecto a la segunda. No obstante, es imposible llegar a conclusiones sin una visión más detallada que incluya periodos de explosiones demográficas o un análisis anatómico de las estructuras encargadas de la adquisición y selección del alimento (*i. e.* la proporción entre el tamaño de los palpos y las banquias; ver Honkoop 2003; Compton *et al.* 2007, 2008).

En la Sección interior, las dos especies más similares, *C. costata* y *L. minima*, comúnmente coexisten en ecosistemas con sedimentos no consolidados y fangosos, como las lagunas costeras (García y Luque, 1986; Olivera y Guimaraes, 2012). Ambos gasterópodos son sedimentívoros y de hábito epifaunal, aunque muchos individuos de *L. minima* fueron registrados encima de raíces del mangle *A. germinans*. Este hábito epibionte puede ser una adaptación para evitar la alta salinidad en cuerpos de agua de poco intercambio con el mar adyacente, aunque así también evitarían competir por el alimento y el espacio. Las diferencias de nichos encontradas entre la mayoría de las especies se debieron a que pocas compartieron la misma combinación de caracteres medidos en los tres ejes del nicho.

En el análisis general de superposición de nichos, el distanciamiento entorno a la posición en el sustrato y la biomasa debe estar relacionado con la granulometría del sitio, la mayor de toda la laguna. El sedimento estuvo compuesto fundamentalmente por restos de conchas de bivalvos y material fino debido al poco intercambio de agua. Según Hewitt *et al.* (2005), aunque la acumulación natural de restos de conchas en ecosistemas marinos puede incrementar la diversidad β del bentos, en ecosistemas donde la diversidad α es usualmente baja, como las lagunas costeras, este efecto es insignificante. Incluso puede ser negativo pues una acumulación excesiva de conchas cambiará las propiedades mecánicas del sedimento y con ello la estructura de las comunidades y la productividad a diferentes niveles de

la trama trófica (Paiva, 1993; Chessa *et al.*, 2007). Arruda *et al.* (2003) consideran que la acumulación de conchas en algunos sitios muestreados en su trabajo pudo limitar la capacidad de desplazamiento horizontal y movimiento del sifón en los bivalvos sedimentívoros, y así afectar sus habilidades de adquisición de alimentos. Aneiros *et al.* (2014) también atribuyen a este fenómeno la proliferación de especies epibentónicas, en sitios con baja tensión hidrodinámica, y la baja dominancia de rasgos funcionales usualmente representados en especies de bivalvos: enterramiento como modo de locomoción, hábito infaunal, modos de alimentación exclusivamente suspensívoros o sedimentívoros. Algo similar pudo ocurrir en la Sección interior, donde solo se registraron dos especies de bivalvos infaunales, mientras hubo cinco especies de gasterópodos distribuidas entre epibiontes y epifaunales, cada una con oportunidades para explotar los recursos alimenticios disponibles y alcanzar biomásas diferentes.

En general, el ensamble de la Sección interior mostró un agrupamiento en el espacio de nicho, evidencia a favor de la hipótesis de filtro de hábitats. Al igual que en la Sección central, puede que las diferencias en la utilización de los recursos de las especies no hayan sido lo suficientemente grandes como para afectar la distribución total del ensamble de especies, aunque sí para distinguir casos particulares.

En relación a las observaciones sobre la estructura del ensamble de moluscos de toda la laguna, la redundancia funcional observada entorno a la posición en el sustrato y la biomasa, probablemente responda a la dominancia de dos grupos de especies cuyas características funcionales enmascaran las del resto del ensamble. Las especies más comunes de la laguna fueron bivalvos de hábito infaunal, cuyas abundancias constituyeron el 73.4 % del total. Norberg (2004) afirma que es común esperar una agregación de procesos en comunidades y ecosistemas cuando se observa el predominio de pocas especies dominantes. El resultado de la dominancia comprende no solo el efecto del grado de dominancia sino también la identidad de las especies dominantes, *i. e.* el valor promedio del rasgo y la varianza asociada (Hillebrand *et al.*, 2008).

La biomasa puede estar determinada también por el efecto de las especies dominantes cu-

yos valores no fueron sustancialmente diferentes entre sí. Además la mayoría de las especies de gasterópodos presentaron biomásas similares a las de los bivalvos, probablemente por la alta disponibilidad de alimentos en el área. De acuerdo con Guimaraes y González de Zayas (2011), la productividad primaria del fitoplancton es mayor en los sectores interiores de la laguna, propiciada por la ausencia de vegetación bentónica y la retención de nutrientes debido al poco intercambio de agua. Además, González de Zayas (2012) encontró un incremento sostenido en la concentración de nitrógeno total desde la Sección exterior hasta la Sección interior, 87 % del cual fue nitrógeno orgánico. Todo lo anterior sugiere una concentración importante de microalgas en la columna de agua, lo que representa un alto contenido de partículas alimenticias para los organismos filtradores y sedimentívoros del ecosistema (Arruda *et al.*, 2003). Sin embargo, la aparente uniformidad en la cantidad de energía secuestrada por los moluscos parece no estar mediada solo por la cantidad de alimentos, es posible esta redundancia funcional se deba a la combinación dos o más factores.

Aunque la depredación puede conducir tanto a un agrupamiento (Vamosi y Vamosi, 2007) como a una sobredispersión fenotípica (Brower, 1996), al ser un factor dependiente de la densidad poblacional, actúa fundamentalmente como un filtro sobre las comunidades (Pausas y Verdú, 2010). Dado que no se debe descartar la posibilidad de que más de un factor accionen de manera conjunta sobre una comunidad (Keddy, 1992), es probable que en este caso la depredación se desempeñe como un filtro secundario sobre una comunidad previamente filtrada. Con un filtro primario como la velocidad de la corriente o la granulometría, la diversidad de especies puede verse reducida a un nivel en el que los depredadores (aves, peces bentófagos, cangrejos, moluscos carnívoros) modulen los ensambles de modo que queden compuestos por individuos con características comunes entre sí (*e. g.* biomásas similares).

De acuerdo con Zwarts y Wanink (1989), la reproducción en los bivalvos de sedimentos no consolidados usualmente es desplazada por la necesidad de invertir recursos en un crecimiento temprano, seguida de la búsqueda inmediata de una profundidad de enterramiento que les aleje de los depredadores. Sin embargo, la acumulación de biomasa y el enterramiento están sujetos a un balance de costo-beneficio (Goeij, 2001). Un tamaño corporal

relativamente grande implica la posibilidad de enterrarse a mayor profundidad pero con el inconveniente de una reducción en la tasa de adquisición de alimentos. Zaklan y Ydenberg (1997) explican este fenómeno basados en el principio físico conocido como la “ecuación de Hangen-Poiseuille” para el flujo a través de un tubo: con un esfuerzo de bombeo similar, el flujo a través de un tubo se reducirá a medida que este se haga más largo. Aunque esta hipótesis aún no ha sido evaluada con precisión, existe evidencia de que los balances de energía obtenidos por los bivalvos son mejores en la medida en que reducen su profundidad de enterramiento (Zwarts, 1986; Zwarts y Wanink, 1989; Goeij, 2001). Por otro lado, el enterramiento superficial incrementa la tasa de adquisición de alimentos pero también la probabilidad de ser detectado por un depredador, aún más cuando un organismo adquiere un tamaño mayor. Por consiguiente, en la Sección interior de Laguna Larga, es posible que las especies de bivalvos hayan desarrollado un tamaño corporal que les permita una optimización de los recursos alimenticios y la evitación efectiva de los depredadores, ello, junto a la acción misma de la depredación, pudo haber reducido la variabilidad intra- e interespecífica.

Respecto al modo de alimentación, la evidencia a favor de la hipótesis de similitud límite puede estar determinada por la complementariedad de nichos, entendida como la tendencia de los individuos (o especies) a competir con menos intensidad debido a la divergencia fenotípica (Bolnick *et al.*, 2011). Si se asume una distribución equitativa de un recurso en un espacio funcional, podemos esperar una regularidad funcional más alta en la comunidad, que resulte en una mayor productividad, estabilidad y resiliencia, debido a la complementariedad de nichos entre las especies y por ende a la utilización óptima de los recursos (Loreau *et al.*, 2001; Mouillot *et al.*, 2005a). Por ejemplo, Dimitrakopoulos y Schmid (2004), en experimentos con plantas, encontraron que los efectos positivos causados por la biodiversidad sobre la productividad se debieron fundamentalmente a la complementariedad.

Los resultados de Guimaraes y González de Zayas (2011) y González de Zayas (2012) sugieren que la cantidad de fitoplancton no es un recurso limitante en la laguna y aumenta desde el canal de comunicación hasta la porción más alejada del mismo. La complementariedad trófica dentro de la laguna, puede permitir la coexistencia de varias especies de moluscos sin que compitan por el alimento y el aumento de la abundancia de algunas espe-

cies raras con diversos modos de alimentación. Dimitriadis y Koutsoubas (2011) consideran que los cambios en el número de especies raras es uno de los factores determinantes de las variaciones en la diversidad funcional cuando una comunidad es sometida a diferentes niveles de perturbación, ya que estas especies se caracterizan por una alta diferenciación de nichos y usualmente responden con rapidez a los cambios ambientales. Esto las convierte en elementos claves en el mantenimiento de la estabilidad en las comunidades (Walker *et al.*, 1999; Loreau *et al.*, 2001). Las especies raras incluyen una amplia gama de rasgos funcionales, comparable a los observados en los grupos generales de especies, aspecto observado por Ellingsen *et al.* (2007) en la macrofauna de sedimentos no consolidados.

De modo general, ensamble de moluscos marinos de Laguna Larga está estructurado principalmente por las interacciones biológicas, evidencia de procesos de similitud límite. La hipótesis de la similitud límite predice que especies con nichos ecológicos similares tienen menos probabilidades de coexistir que aquellas con nichos diferentes (Gotelli y Graves, 1996), o visto de otro modo, para que dos especies competidoras compartan un espacio funcional determinado deben estar separadas por alguna distancia mínima en un espacio de nicho unidimensional (MacArthur y Levins, 1967). Dado que específicamente dicho distanciamiento solo fue observado en el modo de alimentación (nicho trófico) se puede considerar que este rasgo determinó la estructura funcional de todo el ensamble. La variabilidad interespecífica en la posición en el sustrato y la biomasa no fueron los rasgos más importantes. Según Bell (2007), la estructura trófica de una comunidad natural es un atributo fundamental que relaciona su diversidad con la productividad y la estabilidad frente a perturbaciones. Ahora bien, dicha estructura es una integración de las propiedades específicas de cada unidad funcional estudiada (individuos y especies), por tanto las observaciones de la estructura trófica de un sistema pueden diferir en dependencia de las escalas y factores considerados (García *et al.*, 2011). Por eso no se pueden hacer conclusiones absolutas sobre el modo último en que el ensamble de moluscos está estructurado, pues se requieren investigaciones adicionales que identifiquen y caractericen los límites espaciales de las unidades funcionales, así como sus propiedades intrínsecas. Las comunidades macrobentónicas de zonas costeras sufren grandes fluctuaciones anuales en la biomasa y abundancia (Warwick, 1980;

García *et al.*, 2011), por procesos como la deriva ecológica, depredación, cambios en los parámetros físico-químicos y perturbaciones de origen humano.

De acuerdo con la importancia relativa de los procesos involucrados en el ensamble de las comunidades (filtro de hábitats y competencia) es un elemento exclusivamente dependiente de la escala (Cavender-Bares *et al.*, 2006; Emerson y Gillespie, 2008). El filtro de hábitats estructura los ensamblajes predominantemente a escala regional, donde la alta heterogeneidad de hábitats permite que especies con requerimientos ambientales similares se distribuyan a lo largo de ecosistemas contrastantes. Por otro lado, a escalas espaciales locales, la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte a la coexistencia de especies similares (Weiher y Keddy, 1995). Sin embargo, los resultados de este trabajo no apoyan estas afirmaciones. En los ensamblajes de moluscos marinos de Laguna Larga, la importancia relativa de los procesos cambió a escala local: sin evidencias a favor de un proceso u otro en la Sección exterior, filtro de hábitats en las Secciones central e interior y similitud límite a nivel de laguna. Esto sugiere que la disyuntiva no es cuál proceso opera sobre los ensamblajes de moluscos marinos sino cuál es el de mayor influencia a la escala que se analiza.

La presente investigación corrobora que las relaciones entre las variables abióticas y las comunidades naturales no siempre son lineales y el resultado depende de múltiples factores. A pesar de la existencia de un gradiente de degradación ambiental en Laguna Larga (González de Zayas, 2012), la diversidad taxonómica de los ensamblajes de moluscos marinos aumentó gradualmente desde los sitios menos afectados hasta los más eutrofizados; y, aunque los procesos de filtro ambiental determinaron la estructura de dichos ensamblajes en los sitios más afectados, el ensamble general de moluscos parece depender más de las interacciones entre las especies que de las presiones ambientales.

6. Conclusiones

1. En Laguna Larga, la abundancia y diversidad taxonómica de moluscos marinos aumentan, a lo largo del gradiente ambiental, desde la sección menos degradada hasta las más degradadas; mientras que la riqueza de especies es similar en todas las secciones de la laguna.
2. Los ensambles de moluscos marinos en Laguna Larga tienden a agruparse en el espacio de nicho realizado desde la sección menos degradada hasta las más degradadas; mientras que el ensamble de general de la laguna tiende a un espaciamiento equitativo.
3. El incremento de la abundancia de moluscos marinos en Laguna Larga está relacionado positivamente con la reducción de la tasa de intercambio de agua, debido a que la estabilidad hidrodinámica permite el aumento de las concentraciones de nutrientes y la granulometría del sustrato.
4. La estructura de los ensambles de moluscos marinos de Laguna Larga dependen del balance de los procesos de filtro de hábitats y similitud límite: el ensamble de la Sección exterior sin un balance definido de procesos, los ensambles de las Secciones central e interior dependen de procesos de filtro de hábitats y el ensamble general de moluscos de la laguna depende de procesos de similitud límite.

7. Recomendaciones

1. Analizar detalladamente la no linealidad de las relaciones entre las variables abióticas y la diversidad y estructura de las comunidades naturales de las lagunas costeras del archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba.
2. Evaluar, en otros sistemas lagunares de la región, la extensión espacial, temporal y taxonómica de las observaciones teóricas de esta investigación.

Bibliografía

Abbott, R. T. (1954): *American Seashells*. D. van Nostrand Co., Nueva York , EE.UU., 541 .
3.2.1

Acosta, M. (2002): Nicho y evolución. *Rev. Biol.* 16(1), 3–7. 1

Alcolado, P. M.; E. E. García y M. Arellano-Acosta (2007): *Ecosistema Sabana Camagüey. Estado actual, avances y desafíos en la protección y uso sostenible de la biodiversidad*. Editorial Academia, La Habana, Cuba, 183 . 5

Andraca, L. (2010): *Reglas de ensamblaje y modelos de coexistencia de especies en las comunidades de aves cubanas*. Tesis de licenciatura, Universidad de La Habana, La Habana, Cuba. 2.2

Aneiros, F.; J. Moreira y J. S. Troncoso (2014): A functional approach to the seasonal variation of benthic mollusc assemblages in an estuarine-like system. *J. Sea Res.* 85, 73–84. 1, 5

Appeltans, W.; P. Bouchet; G. A. Boxshall; C. De Broyer; N. J. de Voogd; D. P. Gordon; B. W. Hoeksema; T. Horton; M. Kennedy; J. Mees; G. C. B. Poore; G. Read; S. Stöhr; T. C. Walter y M. J. Costello (2012): World Register of Marine Species. URL www.marinespecies.org.
3.2.1

Arruda, E. P.; O. Domaneschi y A. C. Z. Amaral (2003): Mollusc feeding guilds on sandy beaches in São Paulo State, Brazil. *Mar. Biol.* 143, 691–701. 5

Begon, M.; C. R. Townsend y J. L. Harper (2006): *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, 759 . 5

Bell, G. (2007): The evolution of trophic structure. *Heredity* 99(5), 494–505. 5

- Biles, C. L.; M. Solan; I. Isaksson; D. M. Paterson; C. Emes y D. G. Raffaelli (2003): Flow modifies the effect of biodiversity on ecosystem functioning: an in situ study of estuarine sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285-286, 165–177. 5
- Bolnick, D. I.; P. Amarasekare; M. S. Araújo; R. Bürger; J. M. Levine; M. Novak; V. H. Rudolf; S. J. Schreiber; M. C. Urban y D. Vasseur (2011): Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26(4), 183–192. 5
- Bowers, M. A. y J. H. Brown (1982): Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? *Ecology* 63, 361–367. 2.2.1
- Brower, A. V. Z. (1996): Parallel race formation and the evolution of mimicry in Heliconius butterflies: A phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50, 195–221. 5
- Burns, K. C. (2005): Is there limiting similarity in the phenology of fleshy fruits? *J. Veg. Sci.* 16, 617–624. 1, 2.2.3
- Carnicer, J.; L. Brotons; D. Sol y M. De Cáceres (2008): Random sampling, abundance-extinction dynamics and niche-filtering immigration constraints explain the generation of species richness gradients. *Global Ecol. Biogeogr.* 17(3), 352–362. 1, 2.2.3
- Cavender-Bares, J.; A. Keen y B. Miles (2006): Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87, S109–S122. 1, 2.2.3, 5
- Chessa, L. A.; M. Scardi; S. Serra; A. Pais; P. Lanera; N. Plastina; L. M. Valiante y D. Vinci (2007): Small-scale perturbation on soft bottom macrozoobenthos after mechanical cleaning operations in a Central-Western Mediterranean lagoon. *Trans. Waters Bull.* 2, 9–19. 5
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick (1998): A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J. Appl. Ecol.* 35, 523–531. 2.3.1, 2.3.1, 3.3.1
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick (2001a): A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216, 265–278. 2.3.1, 2.3.1, 2.3.1, 3.3.1

- Clarke, K. R. y R. M. Warwick (2001b): *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Primer-E: Plymouth, Plymouth, Reino Unido, 2^a ed^{ón}, 172 . 3.3.1
- Cole, B. E.; J. K. Thompson y J. E. Cloern (1992): Measurements of filtration rates by infaunal bivalves in a recirculating flume. *Mar. Biol.* 113, 219–225. 5
- Compton, T.; J. Drent; R. Kentie; G. B. Pearson; J. V. D. Meer y T. Piersma (2007): Overlap in the feeding morphology of bivalves from a species-rich and a species-poor intertidal flat: using gill-palp ratios for comparative analyses of mollusc assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 348, 213–220. 5
- Compton, T. J.; R. Kentie; A. W. Storey; I. Veltheim y G. B. Pearson (2008): Carbon isotope signatures reveal that diet is related to the relative sizes of the gills and palps in bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381, 104–110. 5
- Cornwell, W. K.; D. W. Schwikl y D. D. Ackerly (2006): A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87(6), 1465–71. 1, 2.2.1, 2.3.2
- Davies, K. F.; M. Holyoak; K. A. Preston; V. A. Offeman y Q. Lum (2009): Factors controlling community structure in heterogeneous metacommunities. *J. Anim. Ecol.* 78, 937–944. 1, 2.2
- Diamond, J. (1975): Assembly of species community. En M. Cody y J. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of community*. Harvard University Press, Cambridge, EE.UU., 342–444. 1, 2.2.1
- Dimitrakopoulos, P. G. y B. Schmid (2004): Biodiversity effects increase linearly with biotope space. *Ecol. Lett.* 7, 574–583. 5
- Dimitriadis, C. y D. Koutsoubas (2008): Community properties of benthic molluscs as indicators of environmental stress induced by organic enrichment. *J. Nat. Hist.* 42, 559–574. 1
- Dimitriadis, C. y D. Koutsoubas (2011): Functional diversity and species turnover of benthic

- invertebrates along a local environmental gradient induced by an aquaculture unit: the contribution of species dispersal ability and rarity. *Hydrobiologia* 670, 307–315. 5
- Ellingsen, J. E.; J. E. Hewitt y S. F. Thrush (2007): Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *J. Sea Res.* 58, 291–301. 5
- Emerson, B. C. y R. G. Gillespie (2008): Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23(11), 619–630. 1, 2.2.3, 5
- Espinosa, J. (1992): *Sistemática y ecología de los moluscos bivalvos marinos de Cuba*. Tesis de doctorado, Universidad de la Habana, La Habana, Cuba. 5
- Garcia, C.; P. Chardy; J.-M. Dewarumez y J.-C. Dauvin (2011): Assessment of benthic ecosystem functioning through trophic web modelling: the example of the eastern basin of the English Channel and the Southern Bight of the North. *Mar. Ecol.* 32(1), 72–86. 5
- García, M. T. y A. A. Luque (1986): Contribución al conocimiento de los gasterópodos pro-sobranquios de la Isla de la Juventud y del archipiélago de los Canarreos (Cuba). *Rev. Invest. Mar.* 7(2), 31–52. 5
- Geange, S. W.; S. Pledger; K. C. Burns y J. S. Shima (2011): A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods Ecol. Evol.* 2, 175–184. (document), 2.3.2, 2.3.2.1, 2.3.2.1, 3.3.3, 5
- Goeij, P. (2001): *Burying depth as a trade-off in the bivalve *Macoma balthica**. Tesis de doctorado, Universidad de Groningen, Rotterdam, Holanda. 5
- Gómez, J. P.; G. A. Bravo; R. T. Brumfield; J. G. Tello y C. D. Cadena (2010): A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Anim. Ecol.* 79, 1181–1192. 1, 2.2.2, 2.2.3
- González de Zayas, R. (2012): *Balance de nitrógeno y fósforo en una laguna costera tropical (Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba)*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 1, 2.1, 3.1, 3.2.2, 5
- González de Zayas, R.; M. Merino-Ibarra; F. S. Castillo-Sandoval; P. M. Valdespino-Castillo y M. Guimaraes (2013): Coexisting alternative stable states at a tropical coastal lagoon (La-

- guna Larga, Cuba) under eutrophication and hydromorphological stresses. En *Conference of the Coastal & Estuarine Research Federation*. San Diego, EE.UU. 5
- González-Sansón, G. (1994): El caso de Cuba. En G. De la Lanza; J. J. Salaya y E. Farsi (Eds.) *Manejo y aprovechamiento acuícola de lagunas costeras en América Latina y el Caribe. Proyecto Aquila II, Documento de Campo No. 10*. FAO. 2.1
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison (2002): Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* 99, 591–599. 2.2.1
- Gotelli, N. J. y G. R. Graves (1996): *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., EE.UU., 389 . 1, 2.2.1, 5
- Grime, J. P. (2006): Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *J. Veg. Sci.* 17, 255–260. 2.2.1
- Guardia, E.; G. González-Sansón y C. Aguilar (2003): Biodiversidad marina en la laguna costera El Guanabaco, Cayo Largo, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 24(2), 111–116. 5
- Guimaraes, M. B. y R. González de Zayas (2011): Productividad primaria en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. *Rev. Mar. Cost.* 3, 31–41. 2.1, 5
- Hammer, O.; D. A. T. Harper y P. D. Ryan (2001): PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1), 1–9. URL www.palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. 3.3.2
- Hewitt, J. E.; S. F. Thrush; J. Halliday y C. Duffy (2005): The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. *Ecology* 86(6), 1619–1626. 5
- Hillebrand, H.; D. M. Bennett y M. W. Cadotte (2008): Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89(6), 1510–1520. 5
- Honkoop, P. J. C. (2003): Flexibility of feeding traits and the distribution of marine benthic invertebrates, particularly bivalves. First draft. *Fish. Res.* . 5
- Hubbell, S. P. (2001): *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Nueva Jersey, EE.UU. 2.2.2

- Hutchinson, G. E. (1957): Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. 2.3.2
- Jaksic, F. M. (1981): Abuse and misuse of the term guild in ecological studies. *Oikos* 37, 397–400. 2.2
- Jaksic, F. M. y L. Marone (2007): *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile, Chile, 336 . 2.2, 5
- Kamermans, P. (1994): Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 63–75. 5
- Keddy, P. A. (1992): Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.* 3, 157–164. 5
- Kembel, S. W. y S. P. Hubbell (2006): The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87, 86–99. 2.2.2
- Kjerfve, B. (1986): Comparative oceanography of coastal lagoons. En D. Wolfe (Ed.) *Estuarine variability*. Academic Press, Waltham, EE.UU., 63–81. 2.1, 3.1
- Kjerfve, B. (1994): Coastal Lagoons. En B. Kjerfve (Ed.) *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier, Amsterdam, Holanda, 1–8. 2.1
- Kjerfve, B. y K. E. Magill (1989): Geografic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Mar. Geol.* 88(3), 187–199. 2.1
- Kjerfve, B.; C. A. F. Schettini; B. Knoppersb; G. Lessad y H. O. Ferreira (1996): Hydrology and salt balance in a Large, hypersaline coastal lagoon: Lagoa de Araruama, Brazil. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 42, 701–725. 1, 2.1
- 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. *Am. Nat.* 170, 271–283. 2.2.2
- Kraft, N. J. B.; R. Valencia y D. D. Ackerly (2008): Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322, 10–13. 1, 2.2.3

- Lalana, R. (1989): Zoobentos de dos lagunas costeras en la región de Tunas de Zaza, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 10(3), 223–232. 5
- Lalana, R. y F. Gosselck (1986): Investigations of the benthos of mangrove coastal lagoons in Southern Cuba. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 71(6), 779–794. 5
- Lalana, R.; M. Ortiz y P. García (1994): Zoobentos de la laguna costera Guanaroca, provincia de Cienfuegos, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 15(1), 13–29. 5
- Lawlor, L. R. (1980): Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.* 116, 394–408. 3.3.3
- Leibold, M. A. (1995): The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76(5), 1371–1382. 1
- Leibold, M. A. y P. Geddes (2005): El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15, 117–129. 1
- Levine, J. M.; P. B. Adler y J. HilleRisLambers (2008): On testing the role of niche differences in stabilizing coexistence. *Funct. Ecol.* 22, 934–936. 1, 2.2.3
- Loreau, M.; S. Naeem; P. Inchausti; J. Bengtsson; J. P. Grime; A. Hector; D. U. Hooper; M. A. Huston; D. Raffaelli; B. Schmid; D. Tilman y D. A. Wardle (2001): Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804–808. 5
- Losos, J. B. (2008): Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* 11, 995–1007. 1, 2.2.1, 2.2.2
- MacArthur, R. H. y R. Levins (1967): The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377–385. 1, 2.2.1, 5
- McLusky, D. y M. Elliott (2007): Transitional waters: a new approach, semantics or just muddying the waters? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71, 359–363. 2.1

- Mikkelsen, P. M. y R. Bieler (2008): *Seashells of southern Florida: living marine mollusks of the Florida Keys and adjacent regions. Bivalves*. Princeton University Press, Nueva Jersey, EE.UU., 503 . 3.2.1
- Montalvo, J.; M. Martínez y E. Perigó (2002): *Técnicas analíticas para el agua y sedimentos marinos*. Instituto de Oceanología, La Habana, Cuba. 3.2.2
- Mouillot, D.; O. Dumay y J. A. Tomasini (2007): Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71, 443–456. 1, 2.2.1, 2.2.3, 2.3, 2.3.2
- Mouillot, D.; N. W. H. Mason; O. Dumay y J. B. Wilson (2005a): Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142, 353–359. 5
- Mouillot, D.; A. Simková; S. Morand y R. Poulin (2005b): Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. *Oecologia* 146, 269–278. 1, 2.2, 2.2.1
- Nieto-Navarro, J. T. (2010): *Estructura y organización de la ictiofauna de fondos blandos del sur de Sinaloa: Análisis ecológico y topología de taxa*. Tesis de doctorado, Instituto Politécnico Nacional, México D. F., México. 2.1
- Norberg, J. (2004): Biodiversity and ecosystem functioning: a complex adaptive systems approach. *Limnol. Oceanogr.* 49, 1269–1277. 5
- Oksanen, J.; F. G. Blanchet; R. Kindt; P. Legendre; P. R. Minchin; R. B. O’Hara; G. L. Simpson; P. Solymos; M. H. H. Stevens y H. Wagner (2013): vegan: Community Ecology Package. URL <http://cran.r-project.org/package=vegan>. 3.3.3
- Olivera, Y. y M. B. Guimaraes (2012): Moluscos asociados a la angiosperma marina *Ruppia maritima* L. en tres sistemas lagunares cubanos. *Mesoamericana* 16(1), 63–66. 5
- Ortiz, M. y R. Lalana (2005): Marine Biodiversity of the Cuban Archipelago: An overview. En P. Miloslavich y E. Klein (Eds.) *Caribbean Marine Biodiversity: the Known and the Unknown*. CoLM. 5

- Paiva, P. C. (1993): Trophic structure of a shell polychaete taxocenosis in southern Brazil. *Cah. Biol. Mar* 35, 39–55. 5
- Pausas, J. G. y M. Verdú (2010): The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience* 60(8), 614–625. 2.2.3, 5
- Pierce, S.; A. Luzzaro; M. Caccianiga; R. M. Ceriani y B. Cerabolini (2007): Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *J. Ecol.* 95, 698–706. 1, 2.2.3
- Pledger, S. (2005): The performance of mixture models in heterogeneous closed population capture-recapture. *Biometrics* 61, 868–876. 2.3.2.1
- Purves, D. W. y L. A. Turnbull (2010): Different but equal: the implausible assumption at the heart of neutral theory. *J. Anim. Ecol.* 79, 1215–1225. 2.2.2
- Purvis, A. y A. Hector (2000): Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212–219. 2.3
- R-Core-Team (2013): R: A language and environment for statistical computing. URL www.R-project.org. 3.3.2, 3.3.3
- Ricklefs, R. E. y J. Travis (1980): A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97, 321–338. 2.3.2
- Rodrigues, A. M. L.; C. M. Borges-Azevedo y G. G. Henry-Silva (2010): Aspectos da biologia e ecologia do molusco bivalve *Anomalocardia brasiliana* (Gmelin, 1791) (Bivalvia, Veneridae). *Rev. Bras. Bioci.* 8(4), 377–383. 5
- Rossberg, A. G.; A. Brännström y U. Dieckmann (2010): How trophic interaction strength depends on traits. A conceptual framework for representing multidimensional trophic niche spaces. *Theor. Ecol.* 3, 13–24. 1
- Roughgarden, J. y J. Diamond (1986): Overview: the role of species interactions in community ecology. En J. Diamond y T. J. Case (Eds.) *Community Ecology*. Harper & Row, Nueva York, EE.UU., 333–343. 2.2
- Salas, F.; J. Patrício; C. Marcos; M. A. Pardal; A. Pérez-Ruzafa y J. C. Marques (2006):

- Are taxonomic distinctness measures compliant to other ecological indicators in assessing ecological status? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 52, 162–174. 5
- Salvat-Torres, H. M. (2011): *Dinámica de la ictiofauna del canal de comunicación al mar de Laguna Larga, Cuba*. Tesis de maestría, Universidad de La Habana, La Habana, Cuba. 2.1, 5
- Sanders, H. L. (1958): Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.* 3(3), 245–258. 5
- Schamp, B.; M. Horsák y M. Hájek (2010): Deterministic assembly of land snail communities according to species size and diet. *J. Anim. Ecol.* 79(4), 803–10. 2.3.2
- Scheffer, M. y E. H. van Ness (2006): Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proc. Natl. Acad. Sci. Unit. States Am.* 103, 6230–6235. 2.2.1
- Schleuter, D.; M. Daufresne; F. Massol y C. Argillier (2010): A user's guide to functional diversity indices. *Ecology* 80, 469–484. 2.3.2
- Schoener, T. W. (1974): Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185, 27–39. 5
- Shorrocks, B.; J. Rosewell; K. Edwards y W. Atkinson (1984): Competition may not be a major organising force in many communities of insects. *Nature* 310, 310–312. 5
- Siddon, C. E. y J. D. Witman (2003): Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 261, 99–110. 5
- Somerfield, P. J.; F. Olsgard y M. R. Carr (1997): A further examination of two new taxonomic distinctness measures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 154, 303–306. 5
- Stubbs, W. y J. B. Wilson (2004): Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *J. Ecol.* 92, 557–567. 1, 2.2.1, 2.2.3
- Tilman, D. (2001): Functional diversity. En S. A. Levin (Ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, EE.UU., 109–120. 2.3.2
- Tofts, R. y J. Silvertown (2000): A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 363–369. 1, 2.2.1

- Ulrich, W.; I. Hajdamowicz; M. Zalewski; M. Stanska; W. Ciurzycki y P. Tykarski (2010): Species assortment or habitat filtering: a case study of spider communities on lake islands. *Ecol. Res.* 25(2), 375–381. 2.2.1, 2.2.2
- Ulrich, W.; M. Piwczynski; F. T. Maestre y N. J. Gotelli (2012): Null model tests for niche conservatism, phylogenetic assortment and habitat filtering. *Methods Ecol. Evol.* 3(5), 930–939. 1, 2.2.3
- Ulrich, W. y M. Zalewski (2007): Are ground beetles neutral? *Basic Appl. Ecol.* 8(5), 411–420. 2.2.2
- Vamosi, J. C. y S. M. Vamosi (2007): Body size rarity and phylogenetic community structure: insights from diving beetle assemblages of Alberta. *Divers. Distrib.* 13, 1–10. 1, 2.2.1, 5
- Van der Spoel, S. (1994): A biosystematic basis for pelagic biodiversity. *Contrib. Zool.* 64, 3–31. 2.3.1
- Walker, B.; A. Kinzig y J. Langridge (1999): Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2, 95–113. 5
- Warwick, R. M. (1980): Population dynamics and secondary production of benthos. En K. R. Tenore y B. C. Coull (Eds.) *Marine benthic dynamics*. The Belle W. Baruch Library in Marine Science, Columbia, EE.UU., 1–24. 5
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke (1994): Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities. *Mar. Biol.* 118, 739–744. 5
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke (1995): New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129, 301–305. 2.3.1, 2.3.1, 3.3.1
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke (1998): Taxonomic distinctness and environmental assessment. *J. Appl. Ecol.* 35, 532–543. 3.3.1, 5

- Webb, C. O.; D. D. Ackerly; M. A. McPeck y M. J. Donoghue (2002): Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 475–505. 2.2.2
- Weiher, E.; G. D. P. Clarke y P. A. Keddy (1998): Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81(2), 309–322. 2.2.1
- Weiher, E. y P. A. Keddy (1995): Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74, 159–164. 1, 2.2.1, 2.2.3, 5
- Weiher, E. y P. A. Keddy (1999): *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 1
- Wildish, D. J. y M. P. Miyares (1990): Filtration of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 142, 213–219. 5
- Zaklan, S. D. y R. C. Ydenberg (1997): The body size-burial depth relationship in the infaunal clam *Mya arenaria*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 215, 1–17. 5
- Zwarts, L. (1986): Burying depth of the benthic bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) in relation to siphon-cropping. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101, 25–39. 5
- Zwarts, L. y J. Wanink (1989): Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Mar. Biol.* 100, 227–240. 5

A. Anexos

A.1. Anexo 1

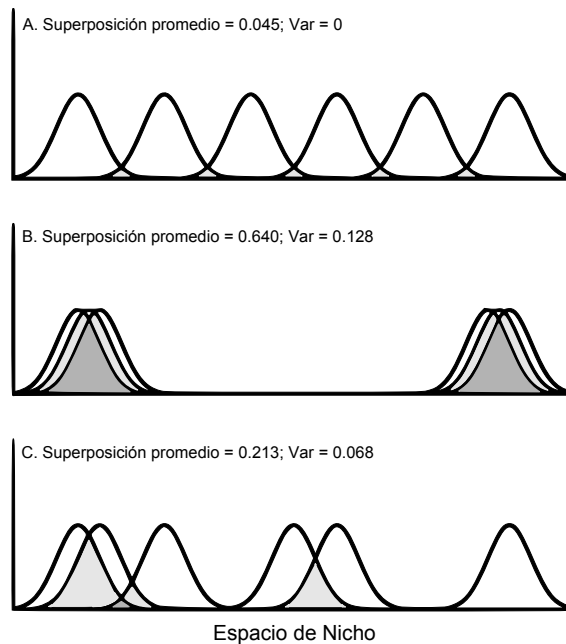


Figura A.1: Distribución de las especies en el espacio de nicho. Dadas 6 especies utilizando un único eje de nicho, existen de 15 valores de superposición de nichos con una media y una varianza asociada. Para evaluar cómo las especies están distribuidas en el espacio de nicho, se puede examinar la relación entre la media y la varianza. (A) Una varianza mínima se observa cuando los nichos individuales están equitativamente distribuidos en el espacio de nicho, con igual media de superposición de nichos para cada par de especies adyacentes. El valor real de superposición promedio está determinado por los límites del espacio de nicho. Se representa la separación máxima posible entre especies en este eje de nicho. (B) Una varianza máxima se observa cuando todas las superposiciones de nichos se acercan a 0 o 1. Este caso representa un agrupamiento de especies (lo opuesto a la separación de especies). (C) Entre estos dos extremos habrá una varianza asociada con una distribución aleatoria de especies en el espacio de nicho, la cual no será ni espaciada ni agrupada.

A.2. Anexo 2

Tabla A.1: Coordenadas geográficas de las estaciones de muestreo por sección en Laguna Larga, Cayo Coco, para el estudio de superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos.

	Estaciones	Latitud N	Longitud W
Sección exterior	Est. 1	78° 22' 4.477"	22° 32' 14.865"
	Est. 2	78° 21' 42.604"	22° 32' 9.35"
	Est. 3	78° 21' 35.542"	22° 32' 8.541"
	Est. 4	78° 21' 30.0411"	22° 32' 29.023"
	Est. 5	78° 21' 25.102"	22° 32' 10.354"
Sección central	Est. 1	78° 22' 8.238"	22° 32' 23.104"
	Est. 2	78° 22' 3.956"	22° 32' 21.762"
	Est. 3	78° 22' 0.062"	22° 32' 20.607"
	Est. 4	78° 21' 57.17"	22° 32' 18.196"
	Est. 5	78° 21' 41.491"	22° 32' 8.666"
Sección interior	Est. 1	78° 22' 43.574"	22° 32' 51.07"
	Est. 2	78° 22' 47.064"	22° 32' 49.709"
	Est. 3	78° 22' 46.134"	22° 32' 47.502"
	Est. 4	78° 22' 44.505"	22° 32' 45.543"
	Est. 5	78° 22' 42.599"	22° 32' 43.578"

A.3. Anexo 3

Tabla A.2: Riqueza de especies observada, abundancia y biomasa por estaciones en las Secciones exterior, central e interior de Laguna Larga, Cayo Coco.

	Estaciones	Riqueza de especies	Abundancia	Biomasa total
Sección exterior	Est. 1	3	4	2.5928
	Est. 2	5	6	2037.1972
	Est. 3	5	11	2876.4081
	Est. 4	4	4	969.167
	Est. 5	4	6	8.528
Sección central	Est. 1	9	87	23.6959
	Est. 2	7	75	18.876
	Est. 3	7	79	24.091
	Est. 4	8	57	18.7784
	Est. 5	8	43	10.1832
Sección interior	Est. 1	7	116	40.2041
	Est. 2	6	40	16.3647
	Est. 3	7	80	30.9191
	Est. 4	6	69	22.8486
	Est. 5	6	42	13.794

A.4. Anexo 4

Tabla A.3: Media (SD) de superposición de nicho entre seis especies de moluscos marinos en la Sección exterior de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación con tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Los pares de especies que ocupan nichos estadísticamente diferentes, identificados en una prueba de modelos nulos, están indicados en negrita ($p < 0.01$).

	<i>A. flexuosa</i>	<i>C. cancellata</i>	<i>E. lineata</i>	<i>L. gigas</i>	<i>P. triquetra</i>
<i>A. euvitreus</i>	0.267 (0.462)	0.333 (0.577)	0.667 (0.577)	5.8E-14 (1E-13)	0.333 (0.577)
<i>A. flexuosa</i>		0.6 (0.529)	0.267 (0.462)	1E-14 (1.8E-14)	0.6 (0.529)
<i>C. cancellata</i>			0.371 (0.547)	1.9E-15 (3.2E-15)	0.667 (0.577)
<i>E. lineata</i>				3.5E-15 (6.15E-15)	0.333 (0.577)
<i>L. gigas</i>					9.4E-13 (1.6E-12)

Tabla A.4: Media (SD) de superposición de nicho entre siete especies de moluscos marinos de la Sección interior de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación con tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Los pares de especies que ocupan nichos estadísticamente diferentes, identificados en una prueba de modelos nulos, están indicados en negrita ($p < 0.01$).

	<i>C. costata</i>	<i>L. minima</i>	<i>M. cerina</i>	<i>M. coffea</i>	<i>N. virginea</i>	<i>P. apicinum</i>
<i>A. flexuosa</i>	0.162 (0.281)	0.165 (0.286)	0.126 (0.218)	0.094 (0.163)	0.045 (0.078)	0.158 (0.274)
<i>C. costata</i>		0.796 (0.187)	0.573 (0.516)	0.337 (0.574)	0.001 (0.001)	0.417 (0.52)
<i>L. minima</i>			0.511 (0.5)	0.456 (0.505)	0.122 (0.211)	0.26 (0.331)
<i>M. cerina</i>				0.337 (0.574)	0.001 (0.001)	0.087 (0.151)
<i>M. coffea</i>					0.531 (0.503)	0.223 (0.386)
<i>N. virginea</i>						0.171 (0.296)

Tabla A.5: Media (SD) de superposición de nicho entre nueve especies de moluscos marinos de la Sección central de Laguna Larga, Cayo Coco, en relación con tres rasgos funcionales: modo de alimentación, posición en el sustrato y biomasa. Los pares de especies que ocupan nichos estadísticamente diferentes, identificados en una prueba de modelos nulos, están indicados en **negrita** ($p < 0.01$).

	<i>B. striata</i>	<i>C. costata</i>	<i>C. muscarum</i>	<i>H. elegans</i>	<i>M. cerina</i>	<i>M. coffea</i>	<i>N. virginea</i>	<i>P. triquetra</i>
<i>A. flexuosa</i>	0.099 (0.171)	0.047 (0.081)	0.195 (0.337)	3.3E-8 (5.7E-8)	0.034 (0.059)	0.144 (0.249)	0.114 (0.198)	0.667 (0.577)
<i>B. striata</i>		0.333 (0.577)	0.343 (0.569)	0.333 (0.577)	1.5E-12 (2.6E-12)	0.157 (0.272)	0.296 (0.513)	5.1E-16 (8.9E-16)
<i>C. costata</i>			0.71 (0.503)	0.334 (0.577)	0.576 (0.517)	0.334 (0.577)	5.1E-6 (8.8E-6)	1.3E-6 (2.3E-6)
<i>C. muscarum</i>				0.333 (0.577)	0.363 (0.553)	0.436 (0.512)	0.023 (0.04)	4.4E-16 (7.7E-16)
<i>H. elegans</i>					4.6E-17 (8E-17)	7.2E-17 (1.2E-16)	0.333 (0.577)	2.1E-16 (3.7E-16)
<i>M. cerina</i>						0.333 (0.577)	5E-9 (8.6E-9)	2.2E-16 (3.8E-16)
<i>M. coffea</i>							0.52 (0.501)	5.5E-16 (9.6E-16)
<i>N. virginea</i>								5.4E-16 (9.4E-16)