

ARTICULO ORIGINAL

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

Niche overlap analysis in fish assemblages in an eutrophic lagoon from Cayo Coco, Cuba

Yeliany Martínez Gómez^{1*}
Yunier Olivera^{2,3}
Fabián Pina Amargós³

¹ Centro de Estudios Ambientales de Cienfuegos

² Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Ave. Instituto Politécnico Nacional, Col. Playa Santa Rita, 23096, La Paz, Baja California Sur, México

³ Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros

⁴ Blue Sanctuary – Avalon – Marlin Jardines de la Reina

* Autor para correspondencia:
yeliany95@gmail.com

OPEN ACCESS

Distribuido bajo:
Creative Commons Atribución-
NoComercial 4.0 Internacional
(CC BY-NC 4.0)

Editor:
Zenaida M. Navarro-Martínez
Centro de Investigaciones Marinas.
Universidad de La Habana.

Recibido: 31.03.2021

Aceptado: 06.10.2022

<https://revistas.uh.cu/rim/>
<https://doi.org/10.5281/zenodo.7407440>

REVISTA INVESTIGACIONES MARINAS
RNPS: 2096 • ISSN: 1991-6086 • VOL. 42 • No. 2 • JULIO-DICIEMBRE • 2022 • pp. 54-66

Resumen

Un problema en la ecología es identificar y relacionar los factores que determinan la coexistencia de especies. Este estudio se centró en analizar si la competencia prevalece como un factor determinante en la estructura de la asociación de peces de Laguna Larga, Cayo Coco, a pesar de estar sometida a un filtro ambiental. Se realizaron muestreos desde junio de 2016 hasta marzo de 2017, utilizando el chinchorro playero para la recolección de los individuos. Para caracterizar los rasgos funcionales, se hicieron mediciones morfométricas de cada individuo. Se analizó el balance entre los procesos de competencia y filtro ambiental en las asociaciones de peces y se determinaron las similitudes interespecíficas de los peces. En la laguna, las familias dominantes fueron Gerreidae y Scaridae. En relación con la dieta, el predominio fue de individuos bentófilos. La riqueza de especies y los valores de heterogeneidad registrados fueron similares tanto en el este como en el oeste. Los rasgos funcionales tipo de alimentación y tolerancia a la salinidad indicaron agrupamiento, mientras los ocho restantes mostraron un espaciamiento; por ello, la coexistencia de especies estuvo mediada por la competencia interespecífica en general. En cuanto a similitudes interespecíficas, se evidenciaron cuatro grupos con mayor similitud, unas agrupaciones con especies taxonómicas relacionadas (1: *Sparisoma rubripinne*, *Scarus taeniopterus* y *Sparisoma atomarium* y 2: conformado por *Eucinostomus gula*, *Eucinostomus havana*, *Eugerres brasiliensis* y *Gerres cinereus*), mientras otras se agruparon por afinidades ecológicas (3: *Lutjanus griseus*, *Centropomus undecimalis*, *Sphyraena barracuda*, y 4: *Haemulon plumieri* y *Lachnolaimus maximus*).

PALABRAS CLAVE: coexistencia de especies, filtro ambiental, lagunas costeras, Laguna Larga, similitud límite.

Abstract

Currently a fundamental problem in the ecology is to identify and relate what factors determine species coexistence. This study focused on analyzing whether competition prevails as

a determining factor in the structure of the fish assemblage of Laguna Larga, Cayo Coco despite being subjected to an environmental filter. Samples were taken from June 2016 to March 2017, using a beach seine for the collection of individuals. To characterize the functional traits, a morphometric analysis of each individual was carried out. The balance between competition and environmental filter processes in the fish assemblages was analyzed, and the interspecific similarities of the fishes were determined. The dominant families were Gerreidae and Scaridae. In relation to feeding habits, benthos feeder fishes were more abundant. These species richness and the heterogeneity values were similar in both the Eastern and Western sites. The functional traits feeding type and salinity tolerance indicated clustering. While the remaining eight showed spacing, therefore in general, the coexistence of the species was mediated by interspecific competition. Regarding interspecific similarities between species, there were four main groups with greater similarities, some grouped by taxonomically related species (1: *Sparisoma rubripinne*, *Scarus taeniopterus* and *Sparisoma atomarium* and 2: formed by *Eucinostomus gula*, *Eucinostomus havana*, *Eugerres brasiliensis* and *Gerres cinereus*), while others were grouped by ecological affinities (*Lutjanus griseus*, *Centropomus undecimalis*, *Sphyrnaena barracuda* and *Haemulon plumieri* and *Lachnolaimus maximus*).

KEYWORDS: coastal lagoons, environmental filtering, Laguna Larga, limiting similarity, species coexistence.

Introducción

La disponibilidad de un nicho ecológico para una especie depende, en gran medida, de las interacciones entre las especies que comprenden una comunidad ecológica y de las interacciones entre dichas especies y el ambiente que les rodea (Leibold y Geddes, 2005). Estas interacciones, en cambio, son afectadas por los rasgos fenotípicos de las especies interactuantes (Olivera, 2014). El estudio de las comunidades naturales ha originado varias teorías e hipótesis para intentar explicar la estructura y funcionamiento de estas. Muchos procesos con

incidencias diferentes a varias escalas han sido propuestos, entre ellas destacan la hipótesis de similitud límite (MacArthur y Levins, 1967) y la hipótesis del filtro de hábitats (Cornwell *et al.*, 2006). La primera se basa en la competencia interespecífica y la diferenciación de nichos, y establece que especies con nichos ecológicos similares tienen menos probabilidades de coexistir que especies con nichos diferentes (Cornwell *et al.*, 2006; Ponisio *et al.*, 2019; Scherrer *et al.*, 2019). La segunda refiere que las especies con requerimientos ecológicos similares coexistirán con más frecuencia que lo esperado por casualidad, si las condiciones ambientales actúan como un filtro que permite solo especies con nichos redundantes (Olivera, 2014; Starko *et al.*, 2020).

Aunque ambas hipótesis pueden parecer antagónicas, algunos autores coinciden en que la influencia de ambos factores es dependiente de la escala. Según Weiher y Keddy (1995), a escalas espaciales pequeñas, la homogeneidad de los hábitats hace que la competencia se convierta en la limitación más importante para la coexistencia de las especies. Sin embargo, otros autores defienden la idea de que la influencia del filtro de hábitats y la competencia depende de un balance entre ambos procesos (Gómez *et al.*, 2010; Ulrich *et al.*, 2012; Luo *et al.*, 2021). Ello implica que, en determinados ecosistemas, las condiciones ambientales pueden provocar el predominio de especies con nichos similares, a pesar del efecto de la competencia. De ahí que una problemática importante a resolver es ¿qué factores son los que determinan la distribución de peces a escala local en una laguna costera; es la competencia o el balance entre competencia y filtro ambiental?

En la laguna costera de Cayo Coco Laguna Larga, se han realizado varios estudios sobre las variaciones espacial y temporal de las asociaciones de peces y su relación con las características del medio (Salvat-Torres *et al.*, 2010; Salvat-Torres, 2011; Salvat-Torres *et al.*, 2013; Dulce-Sotolongo y Pina-Amargós, 2017). Resultados de un estudio de las asociaciones de peces de Laguna Larga, sugieren la existencia de un filtro ambiental

debido a gradientes de eutrofización y salinidad (Lladó-Cabrera, 2016). Sin embargo, análisis adicionales indican que a pesar de que la asociación de peces presenta una baja diversidad funcional, la coexistencia de las especies está mediada por la presencia de nichos complementarios (Lladó-Cabrera *et al.*, 2016), un resultado de la similitud límite.

Cuantificar el grado de superposición de especies de peces se ha convertido en un enfoque valioso en la estructura de la comunidad (Ponisio *et al.*, 2019) y no existen antecedentes de estudios en nuestra región. Este trabajo pretende llenar vacíos teóricos de la problemática esclareciendo los mecanismos que regulan la coexistencia de distintas especies de peces. Por esta razón, el objetivo es analizar si la competencia prevalece como un factor determinante en las asociaciones de peces de Laguna Larga a pesar de estar sometida a un filtro ambiental. La presente investigación forma parte de una evaluación de impacto ambiental en el marco del proyecto “La diversidad biológica de las lagunas costeras del Archipiélago Sabana-Camagüey en el contexto del Cambio Climático Global. Pautas para su manejo y conservación”.

Materiales y métodos

Área de estudio: Laguna Larga se localiza en la costa norte y central de Cayo Coco, en el archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba (22° 33' 01" y 22° 32' 06" N - 78° 21' 18" y 78° 22' 47" W). Tiene una longitud de 2912 m y un ancho promedio de 79 m (González de Zayas, 2012). Es una laguna litoral de intercambio limitado (Kjerfve, 1986), cuya alimentación natural ocurre a través de un canal estrecho (6-15 m de ancho), que la comunica con el mar por su sección exterior (Este). Esta laguna se encuentra subdividida en tres secciones que por sus condiciones hidrodinámicas permiten analizar cada sector por separado como ecosistemas lagunares diferentes (Fig. 1). La parte exterior (Este) posee un canal de mareas que permite el intercambio directo con el mar adyacente, mientras que existe una conexión limitada con las secciones central e interior (Oeste) (Guimaraes y

González de Zayas, 2011). Los niveles muy altos de nitrógeno total y fósforo son evidencia de eutrofización de esta laguna (González de Zayas *et al.*, 2013).

Obtención de datos: El estudio se realizó en los sectores Este y Oeste de la laguna que presentan una profundidad aproximada de 1,50 m. Los datos abarcaron el período entre junio de 2016 y marzo de 2017. Todas las muestras se tomaron entre las 12:00 y 15:00, con un chinchorro playero de 30 m de longitud, un calado de 1,70 m y una luz de malla de 25 mm, cubriendo un área de 450 m². Los peces capturados fueron almacenados en bolsas de polietileno para su posterior procesamiento e identificación según los criterios de Guitart (1977).

Rasgos funcionales (ejes del nicho): Los rasgos funcionales para describir el nicho ecológico de las especies se determinaron a partir de medidas morfométricas tomadas en cada individuo. Las mediciones de la longitud total se hicieron con un ictiómetro calibrado en milímetros, con precisión 1,0 mm. La biomasa se obtuvo con una balanza técnica electrónica TREE HBR 3002, con precisión de 0,01 g. Para el análisis morfométrico se fotografiaron los peces con una cámara digital Canon (16 megapíxeles). Siguiendo el protocolo

Tabla 1. Rasgos funcionales medidos en las especies peces de Laguna Larga, Cayo Coco y su significado

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

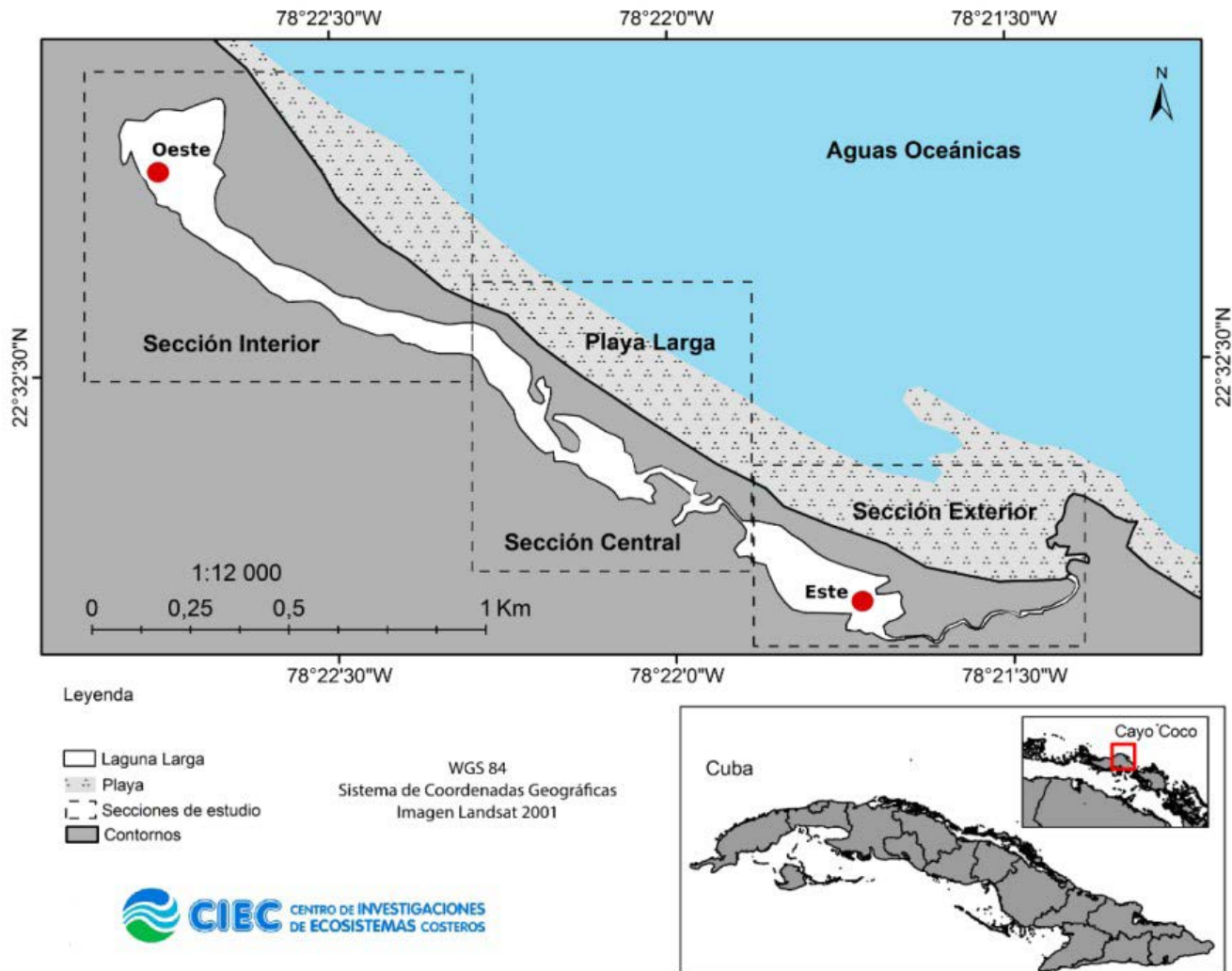


Fig. 1. Área de estudio y localidades de muestreo (señaladas con puntos rojos) en la laguna costera Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba.

para la medición de rasgos funcionales de Zamudio *et al.* (2015), se ubicaron 15 puntos claves en cada individuo con el programa especializado tpsDig 32 (Fig. 2) y se hicieron las mediciones morfométricas correspondientes (Fig. 3). Con estas medidas morfométricas, se midieron los rasgos funcionales (Tabla 1). Los puntos 14 y 15 (Fig. 2) quedan fuera de los límites del organismo debido a que corresponden a la medición de Doc y Dbc, respectivamente (Fig. 3). La clasificación del tipo de alimentación se basó en Villéger *et al.* (2013), y la

tolerancia a la salinidad se realizó a partir de criterios de Claro *et al.* (2001), Claro y Robertson (2010).

Medidas de biodiversidad y superposición de nichos: Para comparar los dos sectores de la laguna, se examinaron la heterogeneidad de Shannon (H' , basado en el logaritmo natural), la riqueza de especies y los valores de abundancia por especies. Se analizó la superposición de nichos entre las especies para valorar si la competencia prevalece como un factor determinante en la estructura de la asociación sometida a un filtro



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

ambiental. Para este análisis, se utilizó el enfoque analítico de Geange *et al.* (2011). El análisis unificado de superposición de nichos toma en cuenta múltiples ejes del nicho, cada uno caracterizado por diferentes tipos

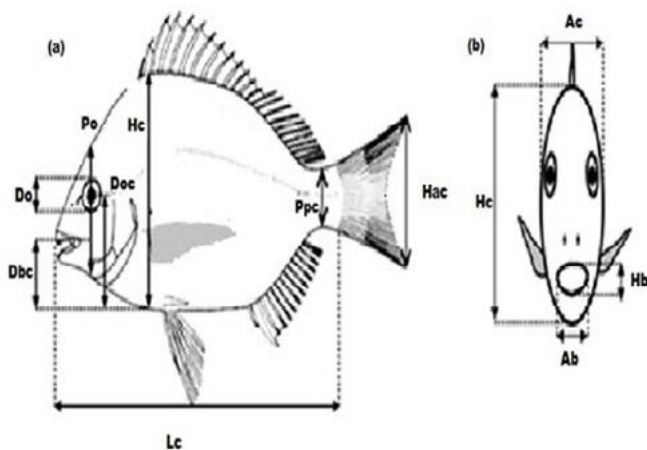


Fig. 3. Rasgos morfométricos medidos en los peces durante este estudio. Medidas registradas sobre las fotografías digitales: *Lc*, largo del cuerpo; *Dbc*, distancia vertical desde la parte superior de la boca hasta la parte inferior del cuerpo; *Doc*, distancia vertical entre el centro del ojo a la parte inferior del cuerpo; *Do*, diámetro vertical del ojo; *Po*, profundidad vertical de la cabeza; *Hac*, altura de la aleta caudal; *Ppc*, profundidad del pedúnculo caudal. Medidas registradas con pie de rey en cada individuo: *Ac*, ancho del cuerpo; *Hc*, altura del cuerpo; *Hb*, altura de la boca; *Ab*, ancho de la boca. Adaptado de Villéger *et al.* (2017).

de datos (categóricos, continuos, binarios) y calcula, de manera unificada, la superposición promedio entre nichos.

Primero se calculó la superposición de nichos en cada dimensión o eje y luego se realizó el cálculo de un índice unificado de superposición promediando los valores de los ejes. Para ello, se usaron los rasgos funcionales descritos anteriormente como ejes del nicho multidimensional. Finalmente, para evaluar si la asociación tiende a un espaciamiento equitativo (efecto esperado bajo la influencia de la competencia) o a un agrupamiento (efecto del filtro ambiental) se calculó el coeficiente de heterogeneidad (η) en los valores de superposición. Un valor de heterogeneidad cercano a 0 indica un espaciamiento equitativo y un valor cercano a 1 indica agrupamiento. Una vez calculado el índice, se evaluó 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 con los pseudovalores del estadístico η calculados en cada aleatorización de la matriz de rasgos funcionales. Para el modelo, se asumió la hipótesis nula de que las variables medidas no determinan la diferenciación de nichos. Para ello, el modelo nulo se generó a partir de 9999 aleatorizaciones de las etiquetas de las especies.

Similitudes interespecíficas en las asociaciones de peces: A partir de los valores de superposición de nichos entre los pares de especies NO_{ij} se calculó una matriz de distancia de modo que $d_{ij} = 1 - NO_{ij}$ donde d_{ij} es la distancia entre las especies i y j . A partir de esta matriz se creó una representación gráfica de un escalado multidimensional no métrico (NMDS) de las relaciones entre los nichos de las especies de peces en la laguna.

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

Resultados

En Laguna Larga se capturaron un total de 373 peces pertenecientes a 16 especies agrupadas en 11 familias (Tabla 2). Las familias con mayor dominancia fueron Gerreidae y Scaridae. De acuerdo con el índice de heterogeneidad (H'), ambos sitios de muestreo mostraron una diversidad de especies similar a pesar de presentar abundancias diferentes. En el Oeste se capturaron 226 peces de 11 especies y $H' = 0,77$, mientras en el Este se capturaron 147 peces de 13 especies y $H' = 0,81$.

También se observaron diferencias marcadas en la distribución por rasgos funcionales según la riqueza de especies. Por ejemplo, en el Oeste predominaron los peces bentófagos (86,2 %) seguido de piscívoros-bentófagos (12,4 %), piscívoros (0,9 %) y herbívoros (0,5 %), y en el Este predominaron los herbívoros (63,2 %), seguidos de bentófagos (28,4 %), piscívoros (4,5 %), herbívoros (3,2 %) y finalmente los omnívoros (0,7 %).

En el sitio Oeste el 99,5 % de los peces registrados fueron eurihalinos, a diferencia del Este donde los peces eurihalinos representaron solo el 30,3 % y el resto fueron estenohalinos. De manera general, los valores de biomasa de los peces en la laguna mostraron una alta dispersión en los datos. La especie *S. barracuda* fue la de mayor biomasa ($218,68 \pm 204$ g), mientras que *B. saporator* presentó el valor más bajo ($1,82 \pm 0,6$ g) (Tabla 2).

Los rasgos funcionales medidos en las especies describen los caracteres de forma del cuerpo, posición de la boca, capacidad de detección de las presas, tipo de alimentación y movilidad. En Laguna Larga, rasgos como el tipo de alimentación, área de la aleta caudal, altura de la boca, posición de la boca y la tolerancia a la salinidad mostraron los valores más altos de superposición. Mientras que la elongación del cuerpo y la altura del cuerpo evidenciaron los valores más bajos (Tabla 3).

Tabla 2. Especies de peces registradas en Laguna Larga, su abundancia por localidades de muestreo, tolerancia a la salinidad, grupo trófico y biomasa (g). DE = desviación estándar.

Familia	Especie	Abundancia por sitios		Tolerancia a la salinidad	Grupo trófico	Biomasa (DE)
		Este	Oeste			
Centropomidae	<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	1	16	eurihalino	piscívoro-bentófago	81,59 (68,2)
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	12	2	eurihalino	piscívoro	218,68 (204)
Lutjanidae	<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	12	8	eurihalino	piscívoro-bentófago	135,88 (147)
Carangidae	<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	0	2	eurihalino	piscívoro	4,41 (1,7)
Labridae	<i>Lachnolaimus maximus</i> (Walbaum, 1792)	8	0	estenohalino	bentófago	24,24 (2,7)
Scaridae	<i>Scarus taeniopterus</i> Lesson, 1829	49	1	estenohalino	herbívoro	6,14 (4,2)
Scaridae	<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	5	0	estenohalino	herbívoro	54,16 (43)
Scaridae	<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)	5	0	estenohalino	herbívoro	15,64 (17,1)
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	8	0	estenohalino	bentófago	26,22 (16,3)
Haemulidae	<i>Haemulon plumierii</i> (Lacepède, 1801)	2	0	estenohalino	bentófago	18,68 (5,7)
Clupeidae	<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)	0	5	eurihalino	bentófago	20,44 (6,7)
Gobiidae	<i>Bathygobius saporator</i> (Valenciennes, 1837)	3	18	eurihalino	bentófago	1,82 (0,6)
Gerreidae	<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)	4	12	eurihalino	bentófago	6,72 (6,5)
Gerreidae	<i>Eugerres brasiliensis</i> (Cuvier, 1830)	0	156	eurihalino	bentófago	72,72 (151)
Gerreidae	<i>Eucinostomus havana</i> (Nichols, 1912)	27	4	eurihalino	bentófago	13,41 (5,2)
Gerreidae	<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy y Gaimard, 1824)	11	2	eurihalino	bentófago	13,69 (5,1)
Total		147	226			

Tabla 3. Superposición promedio de nichos, coeficiente de heterogeneidad y valor de P de 11 rasgos funcionales medidos entre las especies de peces de Laguna Larga.

Rasgo funcional	Superposición promedio de nichos	Heterogeneidad	Valor de p
Masa	0,256	0,274	0,114
Elongación del cuerpo	0,139	0,287	0,080
Tamaño del ojo	0,285	0,270	0,163
Posición del ojo	0,294	0,300	0,112
Posición boca	0,387	0,249	0,347
Área de la aleta caudal	0,355	0,256	0,188
Altura cuerpo	0,113	0,316	0,171
Altura de la boca	0,420	0,224	0,447
Tamaño de la boca	0,257	0,265	0,168
Tipo de alimentación	0,341	1	<0,001
Tolerancia a la salinidad	0,5	1	<0,001
Total	0,304	0,404	0,9999

El análisis de superposición de nichos mostró un agrupamiento de las especies según el tipo de alimentación y la tolerancia a la salinidad. Los rasgos relacionados con la forma del cuerpo, la posición de la boca, la capacidad de detección de las presas y la movilidad mostraron un ligero espaciado equitativo. En general, en la laguna se observó una tendencia hacia el espaciado equitativo de la distribución de las especies de peces ($\eta = 0,404$), aunque esta no fue estadísticamente significativa ($p > 0,05$ test de permutaciones) (Tabla 3).

Similitudes interespecíficas: De las 16 especies de peces, se evidenciaron cuatro grupos principales en los que hubo mayor similitud (Fig. 4): dos que agrupan especies de las mismas familias y dos que agrupan especies de diferentes familias. Los dos grupos que incluyen las

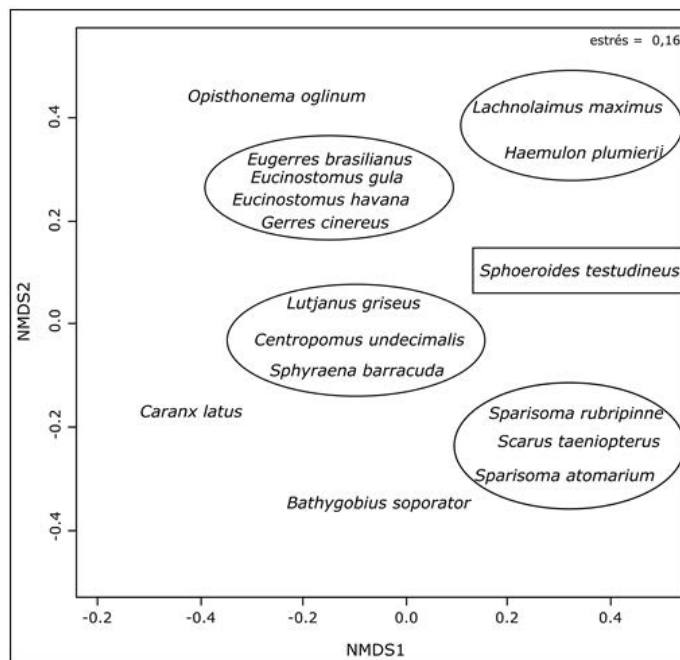


Fig. 4. Similitudes interespecíficas de las asociaciones de peces en Laguna Larga. Las similitudes están representadas gráficamente en un escalado multidimensional no métrico. Las elipses incluyen las especies con los nichos más similares.

mismas familias son el conformado por (1) *S. rubripinne*, *S. taeniopterus* y *S. atomarium* de la familia Scaridae y el conformado por las especies (2) *E. gula*, *E. havana*, *E. brasilianus* y *G. cinereus* pertenecientes a la familia Gerreidae. Además, se agruparon (3) *L. griseus*, *C. undecimalis* y *S. barracuda* que pertenecen a Lutjanidae, Centropomidae y Sphyrænidae, respectivamente. En menor medida hubo similitud entre (4) *H. plumieri* y *L. maximus* de las familias Haemulidae y Labridae, respectivamente. La especie que mostró mayor disimilitud fue *S. testudineus*, de la familia Tetraodontidae.

Discusión

Los peces registrados en este estudio han sido reconocidos como la ictiofauna característica de ambientes lagunares cubanos y del Caribe (Claro *et al.*, 2001; Pittman *et al.*, 2007). En las zonas estuarinas prevalecen como las familias más dominantes Gerreidae y Scaridae, las

cuales han sido documentadas por los autores Claro (2006), Gaspar (2008) y Torres-Orozco (2011).

En Laguna Larga, la riqueza de especies y los valores de heterogeneidad mostraron similitudes tanto en el sitio Este como el Oeste, esto puede deberse a que las condiciones ambientales de dicha laguna restringen la presencia y permanencia de las especies. Lo cual demuestra las posibilidades de estas especies de tolerar ambientes acuáticos contaminados, dado que la mayoría de los parámetros físico-químicos medidos en otros estudios indican una progresiva degradación ambiental en la laguna (González-De Zayas, 2012; González-De Zayas *et al.*, 2013). Además, los sistemas costeros tropicales se caracterizan por una compleja estructura ecológica y una variedad de hábitats con elevada productividad primaria (González-De Zayas *et al.*, 2018), lo cual es aprovechado para el desarrollo de todo o parte del ciclo de vida de estos peces.

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

La distribución de la ictiofauna en los sistemas lagunares está determinada por las respuestas físico-biológicas de los individuos a su ambiente (Barletta *et al.*, 2005; Arceo-Carranza *et al.*, 2010). Los dos sitios de Laguna Larga presentaron diferencias relacionadas con las condiciones hidrológicas y físico-químicas. Según

González-De Zayas *et al.* (2018), el índice trófico que muestra la laguna tiene un patrón de incremento de la eutrofización creciente desde el mar hacia el sector externo (oligotrófico-mesotrófico) y el sector interno (mesotrófico-eutrófico) de la laguna. La mayor cantidad de individuos en la sección Este son estenohalinos. Mientras en el Oeste, la baja salinidad (González-De Zayas *et al.*, 2013, 2018) reduce la presencia a especies eurihalinos que la pueden tolerar. Por lo tanto, la capacidad eurihalina o estenohalina, que les permite a las especies utilizar diferentes hábitats específicos, es una variable esencial a tener en cuenta.

Rasgos funcionales como altura de la boca, posición de la boca, tipo de alimentación, área de la aleta caudal y la tolerancia a la salinidad, mostraron los valores más altos de superposición de nichos entre las especies. Estas observaciones pueden deberse a que los factores ambientales actúan como fuertes gradientes físico-químicos, limitando la presencia de los peces a un reducido grupo de especies. Sobre este aspecto, es necesario aclarar que, si los recursos para las especies no son limitados, aunque haya una superposición total en su uso, no implica necesariamente competencia (Giberto, 2008). Este elemento es importante que se tenga en cuenta en los estuarios, los cuales ofrecen una alta disponibilidad de alimentos para las especies de peces (Salvat-Torres *et al.*, 2013). Además, la competencia interespecífica no necesariamente conlleva a una exclusión competitiva ya que puede modular los tamaños poblacionales de las especies que componen la comunidad (Olivera, 2014) sin llegar a la exclusión de la especie.

La alimentación es una de las dimensiones principales del nicho (Schoener, 1974) que permite evaluar el grado de utilización de los recursos tróficos que las especies comparten, al coexistir en un mismo hábitat. El agrupamiento en el modo de alimentación en Laguna Larga indica una redundancia funcional en este rasgo, debido probablemente a que las especies tienen requerimientos alimenticios parecidos y a que la mayor abundancia es de especies bentófagas. No obstante, a pesar

de que se encontraron similitudes en la dieta de las especies, los recursos pueden ser explotados en diferentes proporciones y momentos del día. De acuerdo con el estudio de Mouillot *et al.* (2007), los peces pueden tener la misma dieta, pero pocas interacciones si, unos se alimentan de noche y otros se alimentan durante el día. Estas diferencias podrían estar relacionadas con características anatómicas como la talla y los estadios de desarrollo (Giberto, 2008) que influyen en el desempeño de estas especies durante la captura de las presas, lo que demuestra la coexistencia en el mismo espacio debido al uso diferencial del recurso en varias dimensiones del nicho ecológico, incluido el tiempo (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015).

Las lagunas costeras se caracterizan por tener fuertes gradientes de salinidad y materia orgánica (Lladó-Cabrera, 2016). Estas condiciones ambientales pueden actuar como filtro para las asociaciones de peces (Garrido *et al.*, 2011), donde la mayoría de las especies abundantes tienen nichos similares. En estos ambientes, los organismos encuentran condiciones físico-químicas compatibles con su fisiología, además de abundante suministro de alimento y cierto grado de protección ante sus depredadores (Arceo-Carranza y Chiappa-Carrara, 2015). Por tanto, el nivel de eutrofización en Laguna Larga debe influir en gran medida en la distribución de las especies.

El presente estudio sugiere que las especies tienden a un espaciamiento equitativo dentro de la laguna, contrario a lo documentado por Moreira (2015) en Caleta Potter, en la Isla 25 de Mayo. Según Weiher y Keddy (1995), a escalas locales la homogeneidad del hábitat puede incrementar la intensidad de la competencia interespecífica, convirtiéndola en la limitación más fuerte para la coexistencia de especies similares. Sin embargo, la coexistencia de las especies con ecología similar puede darse debido a la partición de recursos, lo cual es una respuesta adaptativa a la competencia interespecífica, igualmente documentado por Brännäs (2008). Los caracteres que mejor caracterizaron el espaciamiento

de las especies fueron los relacionados con la movilidad, capacidad de detección de las presas, captura de las presas y las relacionadas con forma del cuerpo, aspectos que concuerdan con lo observado por Giberto (2008).

Con relación a las similitudes entre las especies analizadas, se evidenciaron cuatro grupos principales. Los peces de la familia Gerreidae que exhiben una alta similitud en etapas tempranas de su desarrollo y son muy parecidos en la morfología de la boca. Estos peces, conocidos comúnmente como mojarras, tienen una boca muy protusible que les permite alimentarse principalmente de invertebrados bentónicos (gastropodos, cirrípedos, anfípodos, bivalvos) (Chávez-Comparán y Hamann, 1989). Esta familia usa estímulos visuales para detectar y capturar sus presas sobre o por debajo del fondo, de ahí que el diámetro de su ojo sea grande en proporción a su cuerpo. En cuanto a las tres especies reportadas de la familia Scaridae, estas son herbívoras, y muestran iguales preferencias alimentarias por las macroalgas (Anticamara *et al.*, 2010). Este alimento es fundamental para esta familia y es abundante en la sección externa (Este) de la laguna.

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

La amplitud del nicho trófico en muchas ocasiones disminuye a medida que los peces aumentan de talla, porque los organismos tienden a ser más generalistas cuando son pequeños, adquiriendo una estrategia más especializada cuando alcanzan tallas mayores (Pineda-Peralta *et al.*, 2016). Tal es el caso de *Haemulon*

plumierii (Lacepède 1801), por ejemplo, que cambia el hábito alimentario de planctófago a bentófago y ocurre paulatinamente en tallas intermedias entre los estadios de juvenil y adulto (Verweij *et al.*, 2006). Tanto *H. plumierii* (en su etapa pre-adulto) como *Lachnolaimus maximus* (Walbaum, 1792) son organismos bentófagos, capaces de vivir en un estrecho rango de concentración de sales, razón por la cual presentan similitudes y se encuentran ambos en la sección Este de la laguna.

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

Consideraciones finales

En Laguna Larga, predominaron los peces bentófagos y se registraron las mayores abundancias hacia el interior de la laguna. Los resultados de superposición de nichos evidenciaron que hubo una tendencia hacia el espacio equitativo de la distribución de las especies de peces, a pesar del filtro ambiental existente que provoca que las especies tengan combinaciones de rasgos similares. El análisis de similitudes interespecíficas entre las especies explica que los cuatro grupos principales en los que hubo mayor similitud tuvieron afinidades taxonómicas

o ecológicas. Los peces coexistentes comparten el recurso trófico, alimentándose de presas diferentes o aprovechando el mismo recurso en diferentes etapas de su ciclo de vida (Pineda-Peralta *et al.*, 2016). Una tarea relevante queda abierta para futuras investigaciones, consiste en realizar estudios sobre el contenido estomacal de las especies de peces en Laguna Larga, para evaluar con mayor detalle la estructura trófica de la asociación.

Agradecimientos

Especial agradecimiento a los colegas del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC) por su apoyo en las colectas.

Declaraciones

Contribución de los autores

“Conceptualización FPA y YO; Metodología, YO y YMG; Investigación, YMG y YO ; Análisis formal, YMG y YO; Recursos, FPA y YO; Curación de datos, YMG y YO; Escritura - Original “Preparación del borrador”, YMG; Escritura - Revisión y edición, YMG, YO y FPA; Visualización, YMG y YO; Supervisión, YO y FPA; Administración del proyecto, YO; Adquisición de fondos, YO y FPA”.

Financiamiento

El financiamiento para la realización de este estudio fue en el marco del proyecto “La diversidad biológica de las lagunas costeras del Archipiélago Sabana-Camagüey en el contexto del Cambio Climático Global. Pautas para su manejo y conservación”

Conflicto de intereses

No existen conflicto de intereses financieros o no financieros que declarar que sean relevantes para el contenido del manuscrito.

Comportamiento ético

Se han seguido todas las recomendaciones aplicables tanto internacionales, nacionales como institucionales

relacionadas con el uso y manejo de animales para la investigación.

Permisos de muestreo y otros permisos

El autor ha recibido de las autoridades pertinentes los permisos necesarios para realizar los muestreos.

Bibliografía

- Acosta, M. (2002) Nicho y evolución. *Rev. Biol.*, 16(1), 3-7.
- Anticamara, J. A., Zeller, D., Vincent, A. C. J. (2010). Spatial and temporal variation of abundance, biomass and diversity within marine reserves in the Philippines. *Divers. Distrib.*, 16, 529-536.
- Arceo-Carranza, D., Vega-Cendejas, M. E., Montero-Munoz, J. L., Hernandez de Santillana, M. J. (2010). Influencia del habitat en las asociaciones nictimerales de peces en una laguna costera tropical. *Rev. Mex. Biodivers.*, 81, 823-837.
- Arceo-Carranza, D., Chiappa-Carrara, X. (2015). Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of southeastern Mexico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 43, 621-631.
- Ayala-Perez, L. A., Vasco-Villa, O., Sosa-Lopez, A. (2014). Evaluation of the associations of dominant fish influenced by the nycthemeral cycle and temporal variations in los Petenes Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Ciencia UAT.*, 9, 33-43.
- Barletta, M., Barletta-Bergan, A., Saint-Paul, U., Hubold, G. (2005). The role of salinity in structuring the fish assemblages in a tropical estuary. *J. Fish Biol.*, 66, 45-72.
- Bishop, J. W., Sumner, D. Y., Huerta, N. J. (2006). Molar tooth structures of the Neoproterozoic Monteville Formation, Transvaal Supergroup, South Africa. II: A wave-induced fluid flow model. *Sedimentology*, 53, 1069-1082.
- Brannas, E. (2008). Temporal resource partitioning varies with individual competitive ability: a test with Arctic charr *Salvelinus alpinus* visiting a feeding site from a refuge. *J. Fish Biol.*, 73, 524-535.
- Claro, R., Lindeman, K. C., Parenti, L. R. (2001). Ecology of the marine fishes of Cuba. En R. Claro, K. C. Lindeman y L. R. Parenti (Eds.), *Ecology of the marine fishes of Cuba* (pp. 21-32). Washington D. C., EE.UU. Smithsonian Institution Press
- Claro, R. (2006). La biodiversidad marina de Cuba. Estado actual de su conocimiento y conservación. *Ser. Oceanol.*, 2.
- Claro, R. (Ed.). (2010). *Los peces de Cuba*. La Habana, Cuba: Instituto de Oceanología.
- Cornwell, W. K., Schilck, D. W., Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471
- Chavez-Comparan, J., Hammann, M. G. (1989). Diet of the mojarras, *Gerres cinereus* and *Diapterus peruvianus* (Pisces: Gerreidae) in Cuyutlan Lagoon, Colima, Mexico during. *Cienc. Mar.*, 15, 71-80.
- Chi-Espinola, A. A., Vega-Cendejas, M. E. (2013). Feeding habits of *Sphoeroides testudineus* (Perciformes: Tetraodontidae) in the lagoon system of Ria Lagartos, Yucatan, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 61, 849-858.
- Flores-Ortega, J. R., Gonzalez-Sanson, G., Aguilar-Betancourt, C., Kosonoy-Aceves, D., Venegas-Munoz, A., Lucano-Ramirez, G., Ruiz-Ramirez, S. (2015). Hábitos alimentarios de los juvenes de *Centropomus robalito* (Centropomidae: Actinopterygii) en la laguna de Barra de Navidad, Jalisco, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 63(4).
- Garrido, J., Perez-Bilbao, A., Benetti, C. J. (2011). Biodiversity and Conservation of Coastal Lagoons. En *Ecosystems Biodiversity*. IntechOpen. Gaspar, R. (2008). *Diversidad íctica de la zona costera influenciada por el río manzanares, Golfo de Cariaco, Venezuela*. (Tesis presentada en opción al Grado Científico de Doctor en Ciencias), Departamento de Biología. Univesidad de Oriente, Venezuela.
- Geange, S. W., Shirley, P., Burns, K. C., Shima, J. S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods Ecol. Evol.*, 2(2), 175-184.
- Giberto, D. A. (2008). *Estructura de la comunidad bentónica y ecología trófica de Sciaenidae (Pisces: Osteichthyes) en el estuario del Río de la Plata*. (Tesis presentada en

- opcion al Grado Científico de Doctor en Ciencias), Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Gomez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, G. A., Tello, J. G., Cadena, C. D. (2010). A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Anim. Ecol.*, 79(6), 1181-1192.
- Gonzalez de Zayas, R. (2012). *Balance de nitrógeno y fósforo en una laguna costera tropical (Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba)*. (Tesis presentada en opcion al Grado Científico de Doctor en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Gonzalez de Zayas, R., Merino-Ibarra, M., Soto-Jimenez, M. F., Castillo-Sandoval, F. S. (2013). Biogeochemical responses to nutrient inputs in a Cuban coastal lagoon: runoff, anthropogenic and groundwater sources. *Environ. Monit. Assess.*, 185(12), 10101-10114.
- Gonzalez-De Zayas, R., Merino-Ibarra, M., Valdespino-Castillo, P. M., Olivera, Y., Castillo-Sandoval, S. F. (2018) Coexisting ecosystem states in a tropical coastal lagoon under progressive eutrophication in the northern Cuban keys. *Sci. Mar.*, 82(3), 139-146.
- Guimaraes, M. B., Gonzalez de Zayas, R. (2011). Productividad primaria en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. *Rev. Cien. Mar. Cost.*, 3, 31-41.
- Guitart, D. J. (1977). *Sinopsis de los peces marinos de Cuba: 326-608*. La Habana, Cuba: Academia de Ciencias de Cuba, Instituto de Oceanología.
- Kjerfve, B. (1986). Comparative oceanography of coastal lagoons. En *Estuarin Variability* (pp. 63–81). Waltham, EE.UU.: Academic Press.
- Leibold, M., Geddes, P. (2005). El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecol. Austral.*, 15, 117-129.
- Llado-Cabrera, D. (2016). *Variación espacio-temporal de la ictiofauna de Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba*. (Tesis presentada en opcion al grado académico de Licenciatura en Biología), Universidad Central “Marta Abreu” de Las Villas, Cuba.
- Llado-Cabrera, D., Olivera, Y., Pina-Amargós, F. (2016). Spatio-temporal variations in fish assemblages from Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. En *EcoCIEC 2016*, Cayo Coco, Cuba.
- Luo, W., Lan, R., Chen, D., Zhang, B., Xi, N., Li, Y., Fang, S., Valverde-Barrantes, O.J., Eissenstat, D.M., Chu, C., Wang, Y. (2021). Limiting similarity shapes the functional and phylogenetic structure of root neighborhoods in a subtropical forest. *New Phytologist*, 229(2), 1078-1090.
- MacArthur, R. H., Levins, R. (1967). The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.*, 101, 377-385.
- Moreira, M. E. (2015). *Ictiofauna antártica: ecología de los estadios juveniles de especies del Suborden Notothenioidei de Caleta Potter, Isla 25 de Mayo*. (Tesis presentada en opcion al Grado Científico de Doctor en Ciencias), Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Mouillot, D., Dumay, O., Tomasini, J. A. (2007). Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 71(3-4), 443-456.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagne, H. (2013). *vegan: Community Ecology Package*.
- Olivera, Y. (2014). *Evaluación de la superposición de nichos en los ensambles de moluscos marinos de una laguna costera en Cayo Coco, Cuba*. (Tesis presentada en opcion al grado académico de Master en Biología Marina y Acuicultura), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Pineda-Peralta, A., Ramos-Miranda, J., Castillo-Rivera, M., Arreguin-Sanchez, F. (2016) Cambios en la dieta de dos especies de mojarra (Gerreidae) en la Laguna de Terminos, Campeche, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 51, 385-394.
- Pittman, S. J., Caldow, C., Hile, S. D., Monaco, M. E. (2007). Using seascape types to explain the spatial patterns of fish in the mangroves of SW Puerto Rico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 348, 273-284.
- Ponisio, L. C., Valdovinos, F. S., Allhoff, K. T., Gaiarsa, M. P., Barner, A., Guimaraes Jr, P. R., Hembry, D. H.,

- Morrison, B., Gillespie, R. (2019). A network perspective for community assembly. *Frontiers Ecol. Evol.*, 7, 103.
- R Core Team (2017). R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodriguez-Romero, J., Lopez-Gonzalez, L., Galvan-Magana, F., Sanchez-Gutierrez, F., Inohuye-Rivera, R., Perez-Urbiola, J. C. (2011). Seasonal changes in a fish assemblage associated with mangroves in a coastal lagoon of Baja California Sur, Mexico. *Lat. Am. J. of Aquat. Res.*, 39(2).
- Salvat-Torres, H. M., Pina-Amargos, F., Gonzalez-Sanson, G. (2010). Variación espacial de la comunidad de peces asociados a un canal de mangles en Cayo Coco, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 31, 131-140.
- Salvat-Torres, H. M. (2011). *Dinámica de la ictiofauna del canal de comunicación al mar de Laguna Larga, Cuba*. (Tesis presentada en opción al grado académico de Master en Biología Marina y Acuicultura), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Salvat-Torres, H. M., Pina-Amargos, F., Quesada, M., Gonzalez-Sanson, G. (2013). Variación temporal de la comunidad de peces en un canal de comunicación al mar en Cayo Coco, Cuba/Temporal variation of fish community in a communication channel in Coco Key, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 33, 1-13.
- Scherrer, D., Mod, H. K., Pottier, J., Litsios-Dubuis, A., Pellissier, L., Vittoz, P., Gotzenberger, L., Zobel, M., Guisan, A. (2019). Disentangling the processes driving plant assemblages in mountain grasslands across spatial scales and environmental gradients. *J. Ecol.*, 107(1), 265-278.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Sotolongo, L. B. D., Amargos, F. P. (2017). Efecto del dragado en un canal de comunicación con el mar (estero) sobre las asociaciones de peces en Laguna Larga, Cayo Coco, Cuba. *Rev. Mar. Cost.*, 9(2), 29-50.
- Starko, S., Demes, K. W., Neufeld, C. J., y Martone, P. T. (2020). Convergent evolution of niche structure in Northeast Pacific kelp forests. *Funct. Ecol.*, 34(10), 2131-2146.
- Torres-Orozco, B., Roberto, E., Perez-Hernandez, M. A. (2011). Los peces de México: una riqueza amenazada. *Rev. Digit. Univ.*, 12(1), 1-15.
- Ulrich, W., Piwczynski, M., Maestre, F. T., Gotelli, N. J. (2012). Null model tests for niche conservatism, phylogenetic assortment and habitat filtering. *Methods Ecol. Evol.*, 3(5), 930-939.
- Vega-Cendejas, M., Hernandez-de-Santillana, M. (2014). Ictiofauna que habita los sistemas costeros del parque marino Isla Contoy. *CienciaUAT.*, 9, 44-59.
- Villeger, S., Grenouillet, G., Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Glo. Ecol. Biog.*, 22(6), 671-681.
- Weihner, E., Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 159-164.
- Zamudio, J. E., Herrera-Collazos, E. E., Maldonado-Ocampo, J. A., & DoNascimento, C. (2015). *Protocolo para la medición de rasgos funcionales en peces dulceacuicolas. La Ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), 180-212.

Como citar este artículo

Martinez Gomez, Y., Olivera, Y., Pina Amargos, F. (2022). Analisis de superposicion de nichos en asociaciones de peces de una laguna eutrofizada en Cayo Coco, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 42(2), 53-65.