

MODELOS DE COEXISTENCIA EN LA VEGETACIÓN DE LA COSTA ARENOSA DE LOS CAYOS GRANDE, ANCLITAS Y CAGUAMAS, ARCHIPIÉLAGO DE LOS JARDINES DE LA REINA, CUBA

COEXISTENCE MODELS IN THE SANDY COAST VEGETATION IN GRANDE, ANCLITAS AND CAGUAMAS KEYS, JARDINES DE LA REINA ARCHIPELAGO, CUBA

Carlos J. Acevedo Rodríguez^{1*} y Luis Roberto González-Torres²

¹Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad “Máximo Gómez Báez”, Carretera a Morón, km 9. Código Postal 69450, Provincia Ciego de Ávila, Cuba. ²Iniciativa Planta, Sociedad Cubana de Botánica

*Autor de correspondencia: carlosj@agronomia.unica.cu

Fecha de recepción: 6 de Junio de 2014 - Fecha de aceptación: 5 de Noviembre de 2014

RESUMEN. El uso de modelos nulos constituye herramienta importante en la predicción de cambios comunitarios bajo condiciones climáticas variables. Se confeccionaron matrices de presencia/ausencia a partir de datos obtenidos en literatura sobre la composición de especies en la vegetación de la costa arenosa de los cayos Grande, Anclitas y Caguamas de Cuba. Para cada matriz se calcularon los Índices de coexistencia, Número total de combinaciones de especies, Número de simulaciones parejas-tablero y Puntaje C. Los resultados obtenidos en cuanto a Número total de combinaciones de especies y Puntaje C, demostraron que durante el período lluvioso, la comunidad en cayo Grande estuvo estructurada por competencia. Sin embargo, Anclitas y Caguamas manifestaron interacciones en el período seco. Por otra parte, en la mayoría de los casos analizados, el Número de simulaciones de parejas–tablero estuvo por debajo del valor observado, lo cual indica el cumplimiento de las reglas de ensamblajes.

Palabras clave: cayos, comunidades, ensamblaje, especies, modelos.

ABSTRACT. Null models are an important tool aimed to predicting changes in natural communities under varying climatic conditions. Presence-absence data matrices were built up from published data on the species composition in the sandy coast vegetation of Grande, Anclitas and Caguamas keys from Cuba. For each matrix, three co-occurrence indices were calculated: number of species combinations, checkerboard score and C-score. According to the number of species combinations and C-score values, the community in Grande key during was structured by competition the rainy season. However, Caguamas and Anclitas keys showed interactions during the dry period. On the other hand, for most of the analyzed cases, the checkerboard simulation number was lower than the observed value, which indicates the compliance with the assembly rules.

Key words: keys, communities, assemblages, species, models.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la ecología de la vegetación en las costas arenosas han sido tema de interés para muchos botánicos (Olafson, 1997; Hellemaa, 1999; Abuodha *et al.*, 2003; Łabuz, 2003; Roze´ y Lemauviel, 2004; Dech y Maun, 2006; Padmavathy *et al.*, 2010).

Dada la importancia que revisten las dunas para las zonas costeras, en Centro América y el Caribe las investigaciones relacionadas con la vegetación se han visto reflejadas en los trabajos de Samek (1973), González y Moreno-Casasola (1982), Moreno-Casasola (1982, 1986), Moreno-Casasola y Espejel (1986), Castillo *et al.* (1991), Martínez *et al.* (1997) y

Álvarez y Ricardo (2009). Sin embargo, estos estudios han estado enfocados hacia el conocimiento de la composición florística, fitocenosis y relación de la vegetación con factores abióticos.

Un punto importante en el estudio de las comunidades es su estructura. Dicha propiedad está concebida conceptualmente como un proceso de ensamblaje, que progresa siguiendo la acción de un conjunto de reglas (Diamond, 1975; Weiher y Keddy, 1999). Sobre este aspecto, Diamond (1975) expone que las interacciones competitivas entre las especies son los principales factores determinantes en la estructura de las comunidades.

Dichos factores se presentan en la naturaleza mediante combinaciones prohibidas, distribuciones tablero (especies que nunca coexisten) y funciones incidentes que conllevan al establecimiento de modelos de coexistencia no aleatorios.

Relacionados con las reglas de ensamblaje planteadas por Diamond (1975), se han definido índices de coexistencia, empleados en el estudio de los modelos de coexistencia o nulos. Entre estos índices de coexistencias figuran el Número total de combinaciones de especies (Pielou y Pielou, 1968), el Número de parejas-tablero (Diamond, 1975), el Puntaje C (Stone y Roberts, 1990) y la Razón de varianzas (Robson, 1972). El cálculo de estos índices es aplicado a matrices de presencia/ausencia, y el valor numérico observado entre el número de simulaciones indica cómo está estructurada la comunidad (por competencia o al azar).

Al inicio, la aplicación de los modelos nulos fue abordada en comunidades faunísticas. Sin embargo, existen trabajos que abordan este tema en ensambles de plantas destacando principalmente (Weiher *et al.*, 1998; Hernández-Oria, 2007). Actualmente, son escasas las investigaciones donde se apliquen estos modelos a la biota cubana, sobre todo en comunidades vegetales. Este hecho indujo a emplear esta herramienta en el estudio de la vegetación de la costa arenosa del Archipiélago de los Jardines de la Reina, región que posee cayos con unidades de paisajes de poco desarrollo evolutivo, de extensiones relativamente pequeñas y de gran fragilidad natural, al estar sometidos a condiciones físico-geográficas extremas (fuertes vientos, marejadas, alta evaporación, salinidad, desecación estacional e intenso hidromorfismo) (González de Zayas *et al.*, 2006).

Por lo anterior, y teniendo en cuenta estos elementos se planteó resolver la siguiente pregunta de investigación ¿El ordenamiento de las especies que integran a la vegetación de costa arenosa en el Archipiélago de los Jardines de la Reina difiere en las estaciones de lluvia y sequía?

MATERIAL Y MÉTODOS

Los cayos Grande, Anclitas y Caguamas, forman parte del grupo insular Jardines de la Reina, que se localiza en la parte meridional de la isla de Cuba, al sur de las provincias de Sancti Spíritus, Ciego de Ávila y Camagüey. A partir de los muestreos descritos por Acevedo y González-Torres (2013), se confeccionó para cada cayo dos matrices de presencia/ausencia (Tablas 1 a 6), coincidiendo estas con el período seco (14-22 de abril de 2010) y lluvioso

(17-26 de octubre de 2010). El número de filas de cada matriz dependió de la composición de especies, mientras que el número de columnas fue constante (20), siendo este equivalente al número de unidades de muestreos. Para cada matriz se calcularon los siguientes índices de coexistencias: Número total de combinaciones de especies (Pielou y Pielou, 1968), Número de parejas-tablero (Diamond, 1975) y el Puntaje C (Stone y Roberts, 1990).

El Número total de combinaciones de especies es un índice de la estructura de las comunidades, el cual se calculó contando el número de arreglos diferentes representados por las columnas de la matriz. El Número de combinaciones de especies está relacionado con las dos primeras reglas de ensamblaje de Diamond (1975), de manera que si estas se cumplieren, es de esperar que existan en la naturaleza menos combinaciones de especies que las esperadas por azar.

El Puntaje C es un índice de coexistencia que representa el promedio de parejas-tablero (*checkerboard combination*) que pueden formarse entre todos los pares de especies que coexisten, al menos una vez, en una matriz de presencia/ausencia. Una pareja-tablero es cualquier combinación de celdas adyacentes con la estructura 0-1/1-0 ó 1-0/0-1, es decir, de parejas de especies que nunca coexisten. En una comunidad estructurada por especies que interactúan, el Número de parejas-tablero y el Puntaje C serán significativamente mayores que los esperados solo por azar (Stone y Roberts, 1990).

En la creación del modelo nulo se mantuvieron constantes las sumas por columnas y por filas, lo que controló el posible sesgo dado por las diferencias en la riqueza de especies entre localidades y en las frecuencias de aparición de las especies entre ellas (rareza), las cuales pueden producir valores distorsionados de coexistencia. Los índices se calcularon mediante el programa *EcoSim* versión 7 (Gotelli y Entsminger, 2001).

RESULTADOS

En el período seco, el mayor Número de combinaciones de especies simuladas en cayo Grande se sitúa por debajo del índice observado (Figura 1A). Sin embargo, durante la estación lluviosa la mayor parte de las combinaciones se ubicó por encima de este (Figura 1B). En los cayos Anclitas y Caguamas el resultado fue inverso, debido a que en la estación de sequía el mayor Número de combinaciones se distribuyó por encima del índice observado (Figuras 1C y 1E), no siendo así en la estación lluviosa donde la mayor

Tabla 1. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período seco (14-22 de abril de 2010) de cayo Grande, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Coccolobryx littoralis</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Corchorus birsutus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Eriobolus fruticosus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Metopium toxiciferum</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Strumpfia maritima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0

Tabla 2. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período lluvioso (17-26 de octubre de 2010) de cayo Grande, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Coccolobryx littoralis</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Corchorus birsutus</i>	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Eriobolus fruticosus</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Metopium toxiciferum</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Strumpfia maritima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0

parte de las combinaciones simuladas se ubicaron por debajo de este (Figuras 1D y 1F).

Para ambas estaciones, el mayor Número de simulaciones de parejas-tablero en los cayos Grande y Anclitas está por debajo del valor observado (Figuras 2A, 2B, 2C y 2D). En cayo Caguamas el valor del índice observado en el período seco ocupó la posición central en el histograma (Figura 2E). Sin embargo, en la estación lluviosa la mayor cantidad de simulaciones estuvo por debajo de lo observado (Figura 2F).

Durante el período seco, el mayor número de simulaciones de Puntaje C en cayo Grande se ubicó por encima del valor observado (Figura 3A). En el período lluvioso el resultado obtenido fue inverso, debido a que el mayor número de simulaciones se distribuyó por debajo del índice observado (Figura 3B). En los cayos Anclitas y Caguamas los resultados de Puntaje C se comportaron de manera similar (Figuras 3C, 3D, 3E y 3F). Durante la estación seca, el mayor número de simulaciones estuvo en dichos cayos por debajo del índice observado, no siendo así para la época lluviosa, donde el mayor número de simulaciones estuvo por encima del valor observado.

Tabla 3. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período seco (14-22 de abril de 2010) de cayo Anclitas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Chamaecrista lineata</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Coccolobos littoralis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Conocarpus erectus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Erihalis fruticosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Euphorbia thymifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Metopium toxiciferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 4. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período lluvioso (17-26 de octubre de 2010) de cayo Anclitas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Coccolobos littoralis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Conocarpus erectus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crossopetalum rhacoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Erihalis fruticosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Euphorbia thymifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Metopium toxiciferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en cuanto a Número de combinaciones de especies, exponen que en cayo Grande, durante el período seco, los taxones cumplen con una distribución aleatoria, mientras que en la estación lluviosa se manifestó competencia. En los cayos Anclitas y Caguamas, las relaciones entre especies se manifestaron de forma inversa. En la estación seca las comunidades vegetales

presentaron comportamiento competitivo, a diferencia de la estación lluviosa donde la organización de las especies fue aleatoria.

La semejanza de condiciones ambientales entre cayos, la similitud florística de la vegetación y su carácter perenne (Acevedo, 2013), contradicen los resultados obtenidos en cayo Grande con relación a Anclitas y Caguamas. Sin embargo, es probable que las interacciones producidas en

Tabla 5. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período seco (14-22 de abril de 2010) de cayo Caguamas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Coccothrinax littoralis</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Distichlis spicata</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Erihalis fruticosa</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Euphorbia thymifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eustachys petraea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fimbristylis cymosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Muhlenbergia capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum vaginatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sabal maritima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Spartina patens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sporobolus indicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 6. Matriz de presencia/ausencia correspondiente al período lluvioso (17-26 de octubre de 2010) de cayo Caguamas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba.

ESPECIES	UNIDADES DE MUESTREO (P)																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Coccothrinax littoralis</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Distichlis spicata</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Erihalis fruticosa</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Euphorbia thymifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Eustachys petraea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fimbristylis cymosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Muhlenbergia capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paspalum vaginatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhynchospora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Sabal maritima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizachyrium gracile</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Spartina patens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sporobolus indicus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tournefortia gnaphalodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

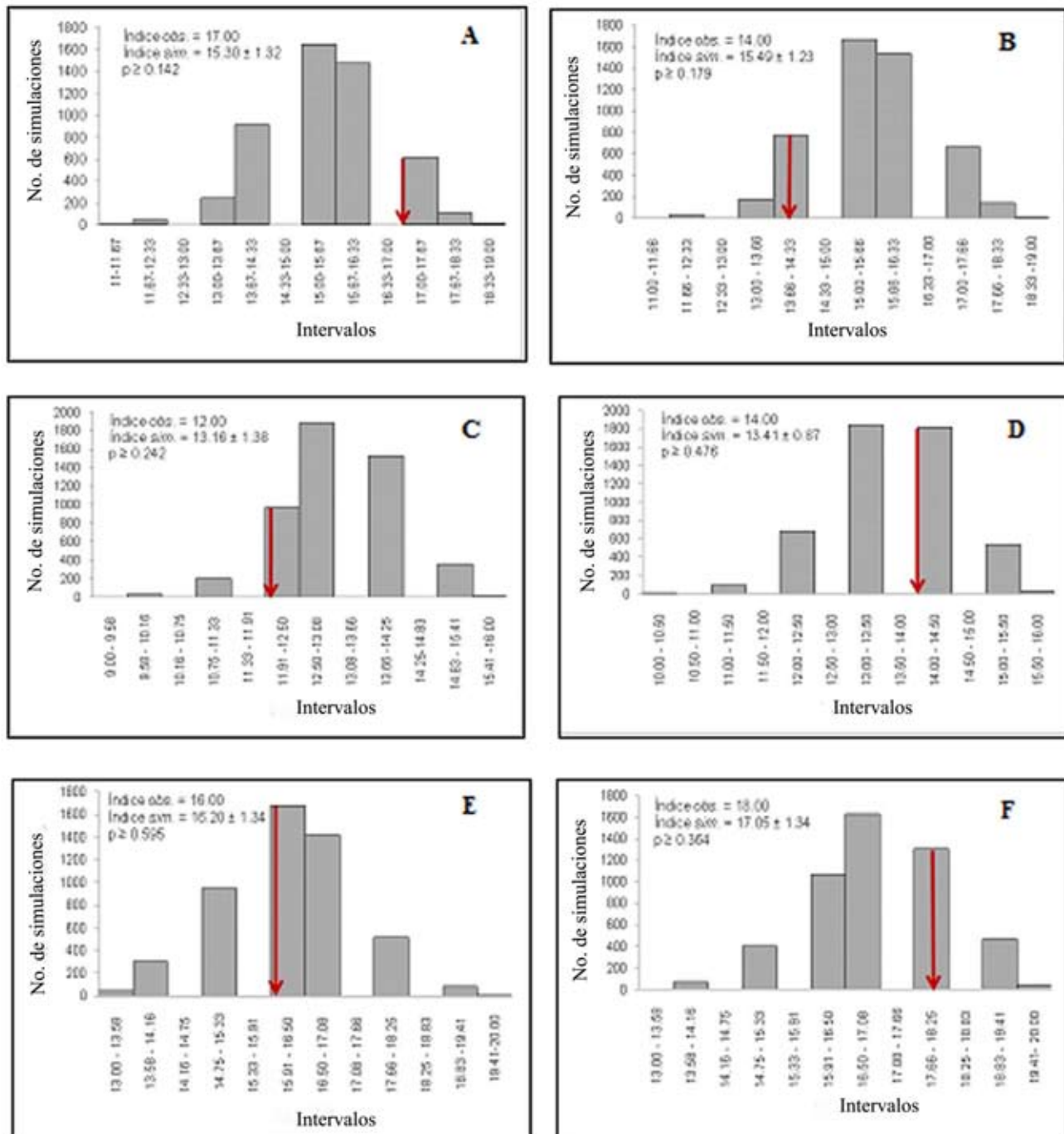


Figura 1. Variación del Número de combinaciones observadas en el período seco (14-22 de abril de 2010) y período lluvioso (17-26 de octubre de 2010). A: Grande, período seco. B: Grande, período lluvioso. C: Anclitas, período seco. D: Anclitas, período lluvioso. E: Caguamas, período seco. F: Caguamas, período lluvioso. Índice obs.: Índice observado, Índice sim.: Media del índice simulado. El vector indica la posición del Índice obs. en el histograma.

esta localidad durante el período lluvioso, estén relacionadas con la colonización de nuevos espacios por parte de las especies de plantas. Sobre este aspecto, González y Moreno-Casasola (1982) refieren que los espacios abiertos en las

dunas costeras son rápidamente ocupados por plantas con mecanismos reproductivos vegetativos o por semillas; sin embargo, la colonización es más rápida a partir de plantas con reproducción vegetativa. Aunque la principal vía de

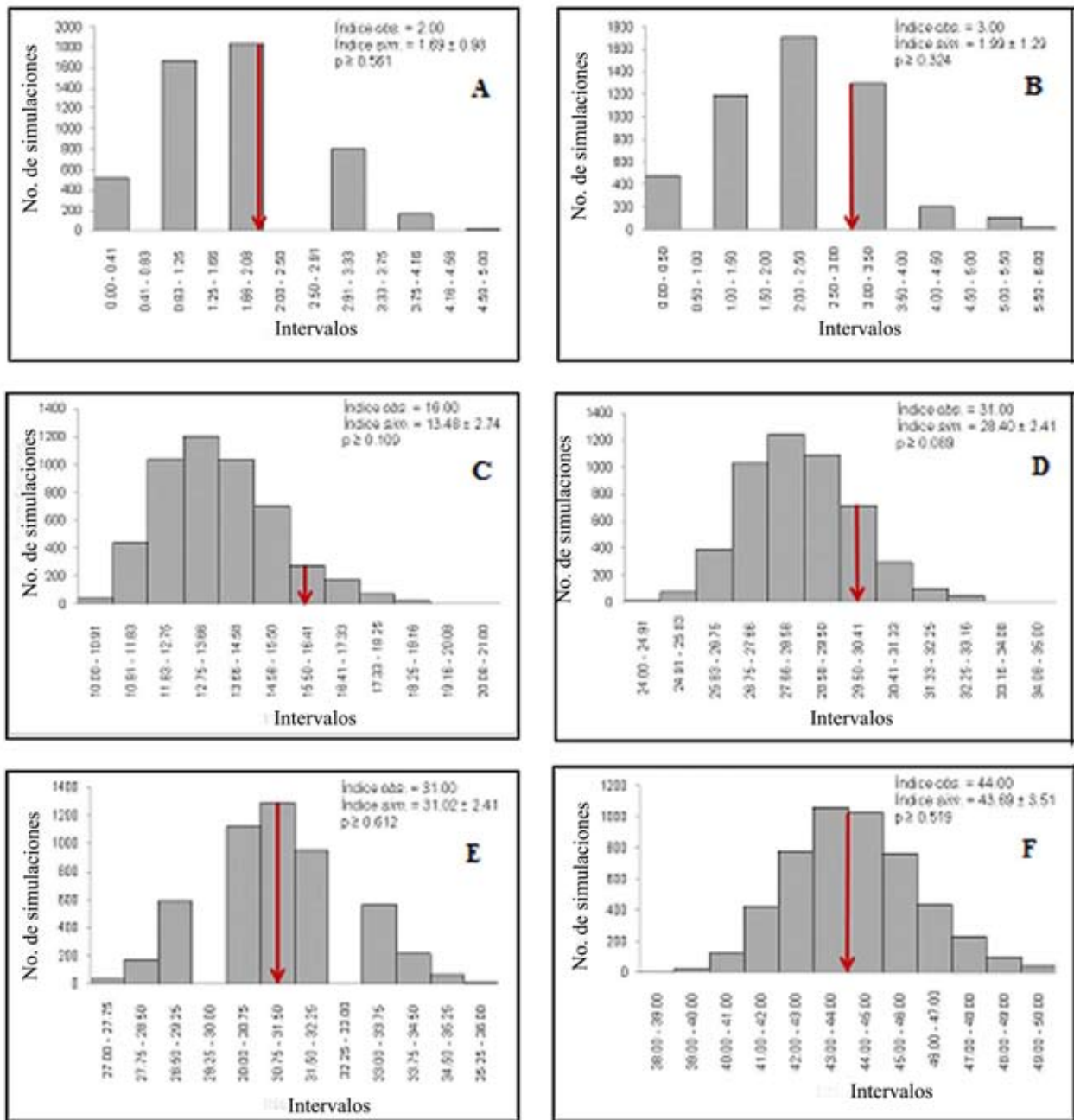


Figura 2. Variación del Número de parejas-tablero observadas en el período seco (14-22 de abril de 2010) y período lluvioso (17-26 de octubre de 2010). A: Grande, período seco. B: Grande, período lluvioso. C: Anclitas, período seco. D: Anclitas, período lluvioso. E: Caguamas, período seco. F: Caguamas, período lluvioso. Índice obs.: Índice observado, Índice sim.: Media del índice simulado. El vector indica la posición del Índice obs. en el histograma.

reproducción de las especies vegetales de cayo Grande es mediada por semillas, esta se observó con mayor rapidez en plantas de porte herbáceo.

Las interacciones presentes durante el período seco en los cayos Anclitas y Caguamas, están relacionadas con la

competencia bajo suelo (Casper y Jackson, 1997). Estos autores atribuyen dicha condición a plantas que habitan en zonas áridas, donde los recursos del sustrato son escasos. Además, plantean que un aumento en la competencia está determinado por la disminución de los recursos, entre los que están el agua y los minerales esenciales. En este sentido,

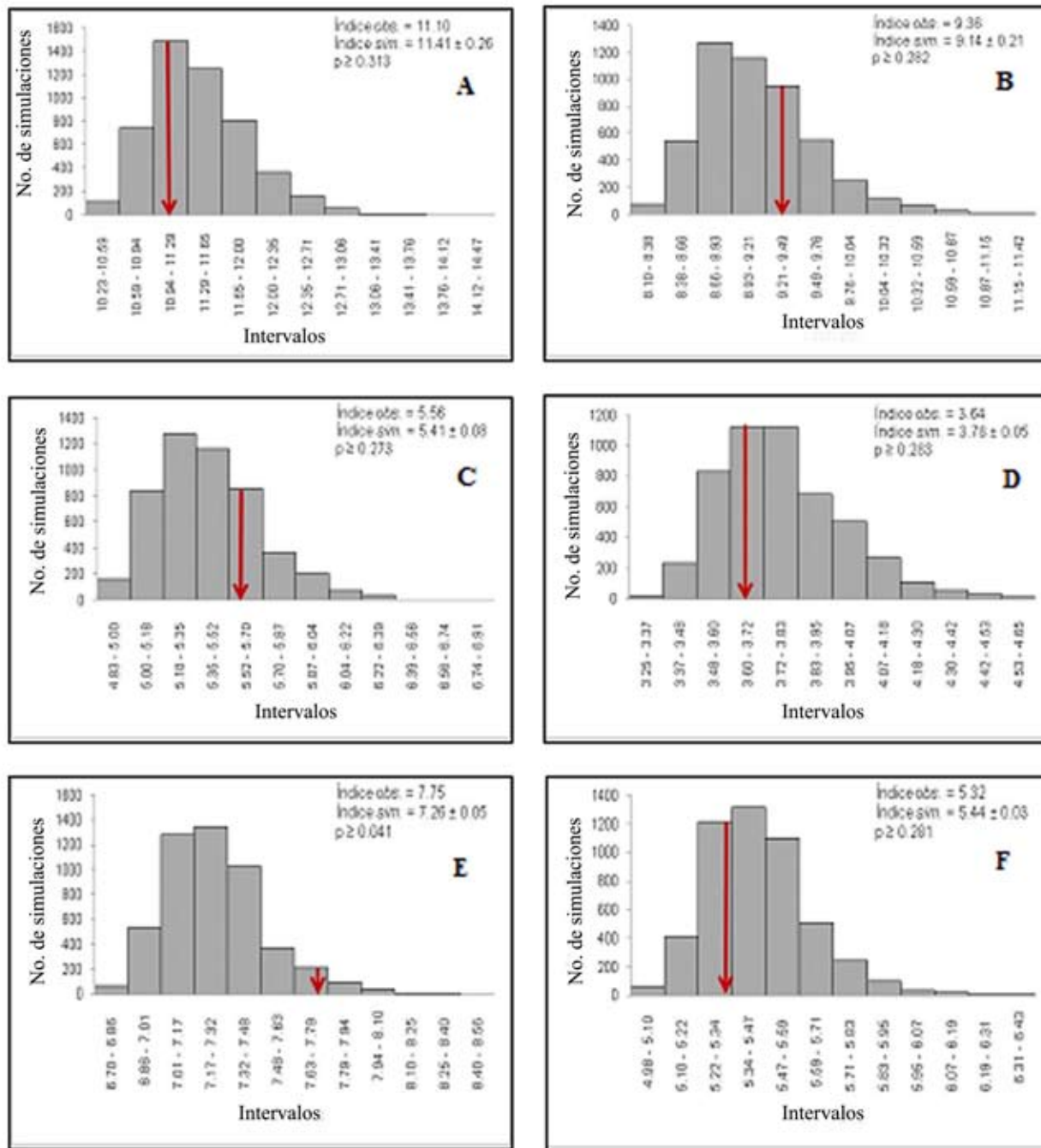


Figura 3. Variación del Puntaje C en el período seco (14-22 de abril de 2010) y período lluvioso (17-26 de octubre de 2010). A: Grande, período seco. B: Grande, período lluvioso. C: Anclitas, período seco. D: Anclitas, período lluvioso. E: Caguamas, período seco. F: Caguamas, período lluvioso. Índice obs.: Índice observado, Índice sim.: Media del índice simulado. El vector indica la posición del Índice obs. en el histograma.

Armas y Pugnaire (2009), exponen que las diferentes formas de enraizamiento y resistencia a la salinidad de *Juniperus phoenicea* L. subsp. *turbinata* (Guss.) Nyman y *Pistacia lentiscus* L. en las dunas mediterráneas determinan la disponibilidad de agua para cada especie.

En la mayoría de los casos analizados se cumplen las reglas de Diamond (1975) a partir del Número de parejas-tablero, determinado por las condiciones estresantes que posee el ecosistema, estando entre los principales factores que influyen sobre la vegetación de costa arenosa: el

estrés hídrico, la incidencia de fuertes vientos, alto grado de insolación, inundaciones costeras, elevada movilidad y salinidad del sustrato, entre otros (Moreno-Casasola, 1982; Williams, 2007). Además, Andraca (2010), señala que los factores estresantes favorecen el establecimiento de interacciones competitivas entre los taxa y consecuentemente, incrementan el número de especies que no coexisten en un área determinada, lo cual conlleva a la existencia de un mayor Número de combinaciones tablero.

La presencia de mayor valor de Puntaje C observado en la estación lluviosa de cayo Grande y en el período seco de Anclitas y Caguamas, demuestran la presencia de interacciones en la comunidad, lo cual cumple la regla de Diamond (1975), hecho que demuestra que aunque existen semejanzas entre cayos, el comportamiento promedio de parejas-tablero se manifiesta de forma independiente en cayo Grande con relación a las localidades de Anclitas y Caguamas. Aunque las explicaciones sobre este índice se basan en la competencia entre las especies, Begon *et al.* (2006) señalan que a menudo los resultados pueden tener explicaciones alternativas. Por ejemplo, se pueden observar asociaciones negativas entre las especies porque cada una por separado ha sido capaz de colonizar y establecerse en sólo una porción de los hábitats disponibles para ello. En este sentido, Feeley (2003) plantea que algunas especies exhiben una separación imperfecta en su distribución como consecuencia de diferencias en su afinidad por el hábitat, lo cual produce un patrón en el Puntaje C similar al originado por competencia.

LITERATURA CITADA

- Abuodha, J. O. Z., W. M. Musila y H. van der Hagen. 2003. Floristic composition and vegetation ecology of the Malindi Bay coastal dune field, Kenya. *Journal Coastal Conservation* 9: 97-112.
- Acevedo, C. J. 2013. Variación espacial y estacional de la diversidad en la vegetación de costa arenosa de los cayos Grande, Anclitas y Caguamas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba. Tesis de Maestría, Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 62 p.
- Acevedo, C. J. y L. R. González-Torres. 2013. Variación espacial de la diversidad en la vegetación de costa arenosa de los cayos Grande, Anclitas y Caguamas, archipiélago de los Jardines de la Reina, Cuba. *Mesoamericana* 17(1): 9-18.
- Álvarez, A. y N. Ricardo. 2009. Flora y vegetación de las "Playas del Este", Ciudad de La Habana, Cuba I. Flora de las dunas. *Acta Botánica Cubana* 205: 10-25.
- Andraca, L. 2010. Reglas de ensamblaje y modelos de coexistencias de especies en las comunidades de aves cubanas. Tesis de Diploma. Facultad de Biología, Universidad de La Habana. La Habana, Cuba. 64 p.
- Armas, C. y F. Pugnaire. 2009. Ontogenetic shifts in interactions of two dominant shrub species in a semi-arid coastal sand dune system. *Journal Vegetation Science* 20: 535-546.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. *Ecology from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd. USA. 738 p.
- Casper, B. y R. Jackson. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematic* 28: 545-570.
- Castillo, S., J. Popma y P. Moreno-Casasola. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, México. *Journal Vegetation of Science* 2(1): 73-88.
- Dech, J. P. y M. A. Maun. 2006. Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from Central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany* 98: 1095-1105.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species community. *En: Cody M. L. y J. M. Diamond (comps.)*. *Ecology and evolution of community*. Harvard University Press, EUA. pp. 342-444.
- Feeley, K. 2003. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rule models. *Oecología* 137: 104-113.
- González de Zayas, R., A. Zúñiga, O. Camejo, L. M. Batista y R. Cárdenas. 2006. Atributos físicos del ecosistema Jardines de la Reina. *En: F. Pina (comp.)*. *Ecosistemas costeros: biodiversidad y gestión de los recursos naturales*. Compilación por el XV Aniversario del Centro de Investigaciones de Ecosistemas Costeros (CIEC). CUJAE, La Habana, Cuba. pp. 296-351.
- González, J. y P. Moreno-Casasola. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Efecto de una perturbación artificial. *Biótica* 7(4): 533-550.
- Gotelli, N. J. y G. L. Entsminger. 2001. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired

- Intelligence Inc. y Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- Hellemaa, P. 1999. The development of coastal dunes and their vegetation in Finland. University of Helsinki Department of Geography. Finlandia. 156 p.
- Hernández-Oria, J. G. 2007. Desaparición de un bosque seco en el Bajío Mexicano: implicaciones en el ensamblaje de especies y grupos funcionales en la dinámica de una vegetación amenazada. *Zonas Áridas* 11(1): 13-31.
- Łabuz, T. A. 2003. Initial foredune field as a factor of accumulative character of coastal dunes of the Swina Gate Barrier (west Polish coast). *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 32(1): 39-58.
- Martínez, M. L., P. Moreno-Casasola y G. Vázquez. 1997. Effects of disturbance by sand movement and inundation by water on tropical dune vegetation dynamics. *Canadian Journal of Botany* 75: 2005-2014.
- Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Factores físicos. *Biótica* 7(4): 578-602.
- Moreno-Casasola, P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution in coastal dunes system. *Vegetatio* 65: 67-76.
- Moreno-Casasola, P. e I. Espejel. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147-182.
- Olafson, A. 1997. Stabilization of coastal dunes with vegetation. *Student On-Line Journal* 2(5): 1-7.
- Padmavathy, K., G. Poyyamoli y N. Balachandran. 2010. Coastal dune flora, Nallavadu Village, Puducherry, India. *Check List* 6(2): 198-200.
- Pielou, D. P. y E. C. Pielou. 1968. Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Buillard) Fries. *Journal Theory Biological* 21: 202-216.
- Robson, D. S. 1972. Appendix: Statistical tests of significance. *Journal Theory Biological* 34: 350-352.
- Rozé, F. y S. Lemauiel. 2004. Sand dune restoration in North Brittany, France: A 10-Year monitoring study. *Restoration Ecology* 12(1): 29-35.
- Samek, V. 1973. Vegetación litoral de la costa norte de la Provincia de La Habana. *Serie Forestal* 18: 1-85.
- Stone, L. y A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecología* 85: 74-79.
- Weiher, E. y P. A. Keddy. 1999. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1): 159-164.
- Weiher, E., G. D. Clarke y P. A. Keddy. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81(2): 309-322.
- Williams, M. J. 2007. Native plants for coastal restoration: what, when, and how for Florida. USDA, NRCS, Brooksville Plant Materials Center, Brooksville, FL. 51 pp. <http://www.fl.nrcs.usda.gov/programs/pmc/flplantmaterials.html>.