





CO-OCURRENCIA DE PECES FLUVIÁTILES EN LOS RÍOS DE GIBARA, HOLGUÍN, CUBA

Co-occurrence of freshwater fish of Gibara, Holguín, Cuba

Enrique Reynaldo de la Cruz^{1a*}, María Eugenia Vega Cendejas²,
Antonio Vega Torres^{1b} y Elier Córdova García^{1c}

¹Centro de Investigaciones y Servicios Ambientales. Calle 18 s/n e/ 1ra. y Maceo. Rpto. El Llano. Apartado Postal 80100. Holguín, Cuba. ^{1a}  orcid.org/0000-0003-3790-9843. ^{1b}  orcid.org/0000-0003-1974-597X. ^{1c}  orcid.org/0000-0002-1800-3301. ²Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN, Unidad Mérida. Km 6 antigua carretera a Progreso; Apartado Postal #73 Cordemex; 97310 Mérida, Yucatán, México;  orcid.org/0000-0002-5462-069X. *Para correspondencia: ereynaldodelacruz@gmail.com.

RESUMEN

La estructura de los ensamblajes de peces fluviales se ha relacionado con los factores abióticos y la recolonización dinámica, en lugar de considerar las interacciones bióticas como las de mayor importancia. Este trabajo se propuso determinar patrones de coexistencia entre las especies ictiológicas dulceacuícolas en los ríos del municipio Gibara, Holguín, Cuba. El índice del puntaje-C observado fue 0.732, mayor al simulado (0.6762). Los pares de especies que presentaron más unidades de co-ocurrencia (6) correspondieron a: *Joturus pichardi* con *Awaous banana* y *Cubanichthys cubensis*; *Sicydium plumieri* con *Ciprinus carpio*, *Cyprinodon artifrons*; *Eleotris pisonis* y *Hypophthalmichthys nobilis*. El índice observado de la razón de varianza fue igual a 3.8689 permitiendo determinar que existe una fuerte covarianza entre la composición de las especies con el número de sitios. Se obtuvo dos grandes grupos en el análisis de similitud a un 75 %, no presentando diferencias estadísticas. Las especies que más contribuyeron a la disimilitud entre ambos grupos fueron las especies del género *Awaous*, *Girardinus denticulatus* y *S. plumieri*.

Palabras clave: coexistencia, competición, estructura de comunidad, ictiofauna fluvial.

ABSTRACT

The structure of stream fish assemblage has been related to abiotic factors and the recolonization dynamics, instead of considering biotic interactions as the most important. This work proposed determining patterns of coexistence between the freshwater fish species in the rivers of the Gibara municipality, Holguín, Cuba. The observed index for test C-score was 0.732, bigger than to the simulated index (0.6762). The pairs of species that presented more checkerboard's units (6) were: *Joturus pichardi* with *Awaous banana* and *Cubanichthys cubensis*; *Sicydium plumieri* with *Ciprinus carpio*, *Cyprinodon artifrons*, *Eleotris pisonis* and *Hypophthalmichthys nobilis*. The value of the observed index of the ratio-V was 3.8689 allowing to determine that exists a strong covariance between the composition of the species and the number of sites. Two large groups were obtained in the similarity analysis at 75 %, presenting no statistical differences. The species that most contributed to the dissimilarity between both groups were the species of the genus *Awaous*, *Girardinus denticulatus* and *S. plumieri*.

Keywords: coexistence, competition, community structure, freshwater fish.

INTRODUCCIÓN

Los patrones de coexistencia entre especies en espacio y tiempo, han sido recientemente utilizados para dilucidar los mecanismos que determinan su distribución y ensamblajes de las comunidades. El análisis de los patrones de co-ocurrencia puede ayudar a identificar los factores abióticos y bióticos que afectan a una fauna local. Brown y Lieberman (1973) separaron a estos factores como interacción de especies (roles de capacidad) con el hábitat e interacciones entre especies (roles de localización), los cuales determinan la organización de comunidades. Ecologistas afirman que existe una mayor variabilidad medioambiental en los ecosistemas rivereños y debaten la importancia relativa del hábitat, conducta, morfología y adaptaciones fisiológicas que incrementan las interacciones entre las especies, así como la competencia (Grossman *et al.*, 1998).

Un número significativo de estudios ha mostrado la asociación entre comunidad y ambiente, donde los factores abióticos son más determinantes en la estructuración de comunidades ictiológicas dulceacuícolas que las interacciones bióticas (Poff y Allen, 1995; Taylor y Gaines, 1999). En contraste, experimentos y estudios de campo a pequeña escala muestran la importancia de la competición local entre peces dulceacuícolas (Rodríguez y Lewis, 1997; Resetarits y Bernardo, 1998; Jackson *et al.*, 2001).

Es de notable importancia conocer las interacciones de los factores bióticos en los ensamblajes de especies dulceacuícolas, objetivo fundamental en los últimos años de la ecología. Muchos estudios ecológicos de peces dulceacuícolas se han enfocado en las interacciones bióticas negativas (competición y depredación) existiendo un desconocimiento de las interacciones positivas entre especies ictiológicas de agua dulce (Arnhold *et al.*, 2019). El estudio de los patrones de co-ocurrencia ha sido extensamente aplicado para proponer reglas de ensamblajes en la organización de las comunidades ícticas (Araújo *et al.*, 2011; Pease *et al.*, 2015; Blasina *et al.*, 2016; Erős *et al.*, 2016; Echevarría y Rodríguez, 2017).

Los modelos nulos actualmente son utilizados para investigar los patrones de distribución de especies y coexistencia (Caswell, 1976; Connor y Simberloff, 1979; Cook y Quinn, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Jackson *et al.*, 2001; Peres-Neto, 2004). Los modelos de co-ocurrencia constituyen pruebas para distribuir aleatoriamente patrones de coexistencia entre especies, mediante una matriz de presencia y ausencia. Diamond (1975) identificó el puntaje-C (checkerboard unit) y agregó que la presencia de muchos pares de checkerboard en una comunidad es evidencia de roles de ensamblajes determinístico. Connor y Simberloff (1979) fueron los primeros en probar la rigurosidad de estas pruebas, así como los patrones de ensamblajes en comunidades. Los modelos nulos han demostrado ser herramientas cuantitativas importantes para detectar procesos ecológicos que determinan la distribución de las especies y la diversidad local (Jackson *et al.*, 2001; Peres-Neto, 2004; Ce're'ghino *et al.*, 2005; Pease *et al.*, 2015). Estos análisis proveen una evaluación de las asociaciones entre especies al facilitar la distinción de procesos excluyentes en las comunidades (Gotelli y Entsminger, 2006).

Los modelos nulos permiten hacer la evaluación más robusta de la asociación de especies, facilitando la distinción entre diferentes procesos que pueden mostrar su distribución. Los patrones de co-ocurrencia interespecífica permiten distinguir interrelaciones de especies y la interacción especie-hábitat, lo que constituye un papel importante en los ensamblajes de las comunidades (Peres-Neto, 2004).

Los estudios relacionados con los peces de agua dulce en la región oriental de Cuba, han quedado prácticamente abandonados por la comunidad científica. Entre las causas principales están la escasez de recursos para la investigación y viajes de campo, el difícil acceso a las

localidades de distribución, así como la falta de personal técnico calificado para realizar labores de monitoreo (Ponce de León y Rodríguez, 2010a). Para la región nororiental de Cuba se reportan hasta el momento 30 especies de peces dulceacuícolas, comprendidas en la clase Actinopterygii, ubicadas en ocho órdenes, 13 familias y 20 géneros, para un 36 % de endemismo; 11 son estrictamente de agua dulce de ellas se consideran estrictamente de agua dulce un 45.6 % y nueve endémicos (39.1 %), valor relativamente bajo en comparación con la ictiofauna endémica cubana (Reynaldo *et al.*, 2016; Vega *et al.*, 2017).

Las comunidades dulceacuícolas son ecológicamente complejas por los factores bióticos, que pueden regular el tamaño de las poblaciones de peces tropicales. La estacionalidad afecta las interacciones entre especies e influye en la variabilidad ambiental. La heterogeneidad de hábitat es otro factor que influye directamente en la diversidad de las especies que interactúan en la comunidad (Lowe-McConnell, 1987). Estas interacciones son complejas, debido a que implican gremios multiespecíficos de predadores, presas y competidores, siendo estos mecanismos los que estructuran a las comunidades (Albrecht y Gotelli, 2001; Palmer *et al.*, 2003).

OBJETIVO

- Determinar los patrones de coexistencia entre las especies ictiológicas en los ríos de Gibara, localizados en la región nororiental de Cuba.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El municipio Gibara se localiza en la costa norte de Cuba, al noroeste de la provincia Holguín, entre los 21°06'34" Latitud Norte y los 76°07'54" Longitud Oeste. Presenta una extensión territorial de 630 km² representa el 6.7 % de la superficie total de la provincia de Holguín. Limita por el Norte con el océano Atlántico, al Sur con el municipio de Holguín, al Este con el municipio Rafael Freyre y al Oeste con el municipio Calixto García y la provincia de Las Tunas (Fernández *et al.*, 2003). Se utilizó el programa SAS PLANET 160707 en mapas digitales fotográficos, ampliado sobre diferentes escalas de acuerdo al límite de calibración por el sistema de información geográfica (up to 1:25000), para establecer las confluencias de los diferentes ríos muestreados.

Diseño de muestreo. Se tomaron 9 estaciones de muestreo ubicados en los principales ríos del municipio de Gibara, con sus respectivas coordenadas (Fig. 1 y Tabla I). Los ríos de Gibara y Socarreño ubicados al Este (E) del municipio. El Cacoyuguín, Jobabo y Yabazón localizados al Sur (S) y el resto de los ríos situados más al Oeste (O) del municipio de Gibara. Las estaciones fueron seleccionadas siguiendo las dimensiones de sus caudales y la confluencia de los mismos. Se realizó un muestreo puntual, en un área de 50 m² dentro de cada río, empleando un jamo de 3 mm de luz de malla (45 x 50 x 180 mm) para los peces de menor tamaño y una red de 2 m de longitud y 1 m de cuerpo con lastre inferior para los peces de mayor talla en los meses de junio y julio del 2017. Para homogenizar la fuerza de muestreo se hizo 10 lances con cada arte de pesca para cada sitio.

Se realizó solamente la captura de los peces que no pudieron ser identificados en el campo, no más de dos individuos por especie. Los organismos capturados se preservaron en pomos con etanol al 90 % y en formol al 10 %, a 4 °C, identificados posteriormente según: Alayo (1973, 1974), Ponce de León y Rodríguez (2010b) y Vega *et al.* (2017). Los ejemplares fueron depositados en el Museo de Historia Natural Carlos de la Torre y Huerta del municipio de Holguín.

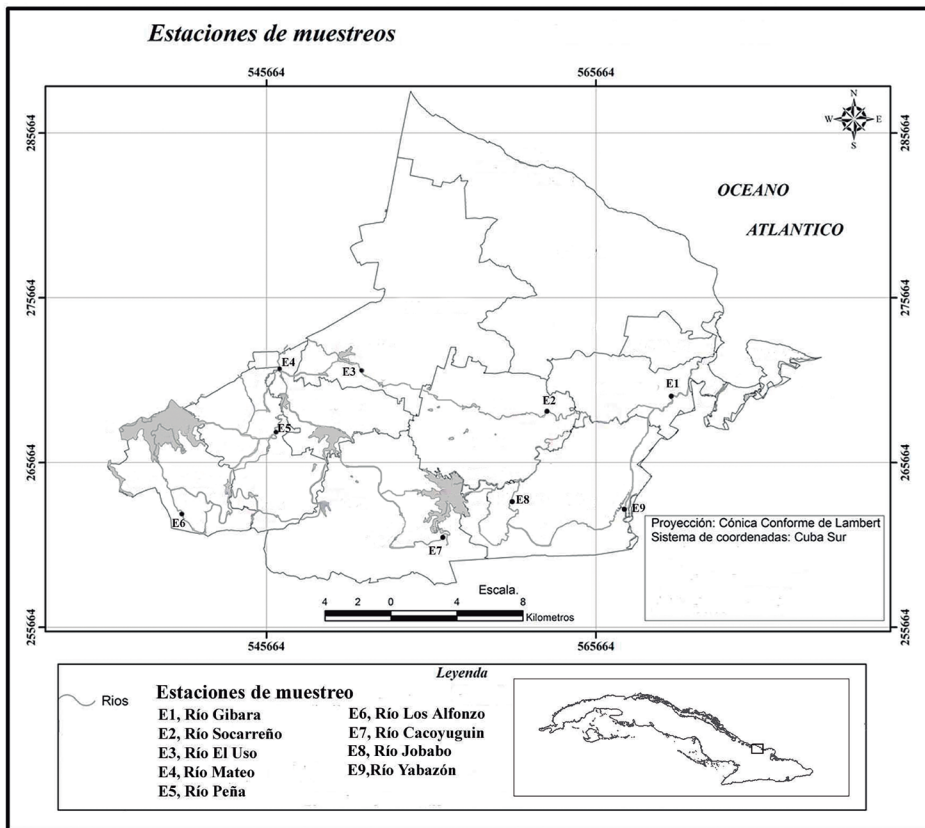


Figura 1. Estaciones de muestreo en los ríos de Gibara, Holguín, Cuba.

Tabla I. Localidades, coordenadas y estaciones en el área de estudio

Localidades	Coordenadas planas rectangulares (Cuba Sur)		Estaciones
Río Gibara	572968.0041	269355.2504	E1
Río Socarreño	565011.6428	268493.3312	E2
Río El Uso	549275.4029	271077.8159	E3
Río Mateo	546554.3748	271038.9561	E4
Río Peña	546580.2942	268322.7343	E5
Río Los Alfonzo	535962.7155	265490.5457	E6
Río Cacoyuguin	556377.0640	261132.3938	E7
Río Jobabo	561207.7523	264568.5837	E8
Río Yabazón	567189.1515	259113.9294	E9

Análisis de los resultados. Se utilizó la composición de especies por estaciones, para crear una matriz simulada de presencia/ausencia en el análisis de los patrones de co-ocurrencia entre las diferentes comunidades de peces en cada río. Se determinó el índice C-score (unidades checkerboard) (Stone y Roberts, 1990) y la razón de varianza (V ratio) (Schluter, 1984). El C-score mide el promedio del número de unidades de co-ocurrencia entre todos los posibles pares de especies. Empleado para determinar la tendencia de las especies de no coexistir juntas, sugiriendo roles de ensamblajes entre las especies de una misma clase.

El radio de varianza (V-radio) fue primeramente propuesto y popularizado por Schluter (1984), este autor recomendó este índice como un indicador de la co-ocurrencia de especies. La razón de la varianza es calculada como la suma de las varianzas de todos los sitios y la suma de las varianzas de las especies. Este índice permite establecer la variabilidad de la riqueza de especies entre sitios. Las matrices simuladas se hicieron con 5000 reemplazamientos en el programa EcoSim versión 7.0 (Gotelli y Entsminger, 2006). Los modelos de co-ocurrencia incorporados en EcoSim constituyen un avance importante en la estadística, desarrollado mediante el análisis de los modelos nulos (Connor y Simberloff, 1979; Schluter, 1984; Wilson, 1987; Stone y Roberts, 1990; Manly, 1995; Gotelli *et al.*, 1997; Gotelli y Arnett, 2000).

Las asociaciones de las estaciones en base a la presencia y ausencia de las especies, así como su distribución espacial en las zonas Oeste (O), Sur (S) y Este (E) del municipio de Gibara, se delimitaron mediante un dendrograma de similitud en base a la presencia y ausencia de las especies, utilizando como medida de la distancia el índice de similitud de Sørensen, (1957), con 10 000 reemplazamientos. Se estableció una línea corte en el dendrograma en dependencia del mayor porcentaje del reemplazamiento soportado para cada nodo dentro del clúster (Hammer *et al.*, 2001). Para determinar las diferencias estadísticas entre los agrupamientos formados siguiendo el criterio de la línea de corte, se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM) empleando 10 000 permutaciones (Clarke y Warwick, 2001) y una prueba SIMPER para establecer la contribución de la abundancia de las especies, que más influyeron en la disimilitud entre los grupos (Clarke, 1993). El paquete estadístico utilizado fue el Past 4.0.3 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Un total de 24 especies de peces fueron registradas, incluidas en ocho órdenes, 12 familias y 20 géneros. De este total, 29 % correspondieron a especies endémicas y 21 % a introducidas (Tabla II). Las especies que estuvieron presentes en todos los sitios de colecta (100 % ocurrencia) fueron: *Anguilla rostrata*, *Clarias gariepinus*, *Gambusia punctata*, *G. puncticulata*, *Poecilia reticulata* (especie introducida), *Poecilia vittata* y *Nandopsis tetracanthus*, estas dos últimas especies endémicas de Cuba. *Oreochromis mossambicus*, y *Clarias gariepinus*, fueron las especies invasoras de mayor distribución en toda el área de estudio. Por el contrario, dentro de las especies con una menor ocurrencia (11.1 %), se registró a *Cubanichthys cubensis*, *Cyprinodon artifrons* y *Microphis lineatus*, siendo la primera, una especie endémica con una distribución muy limitada en la región de Cuba. Especies de las familias Eleotridae y Gobidae, así como *Micropterus salmoides*, no coexisten en ninguno de los ríos con *Microphis lineatus* (Syngnathidae). Asimismo, las familias Eleotridae y Gobiidae (*Awaos banana*), tampoco ocurren con *Micropterus salmoides*, especie exótica (Tabla II).

Para la prueba C-score, se obtuvo un índice observado de 0.732, mayor al índice simulado 0.6762, con una varianza de 0.0008. Se observaron diferencias significativas entre la matriz observada en relación a la simulada $p = 0.0418$. Este resultado indica que existen más unidades de co-ocurrencias en la matriz simulada que la observada. El tamaño de efecto estandarizado obtenido fue de 2.04.

En relación a los ensamblajes de especies entre los sitios de colecta, teniendo como variable de respuesta su localización en el municipio de Gibara, se registró una presencia significativa de *A. rostrata*, *C. gariepinus*, *S. marmoratus*, así como especies del género *Gambusia* y *Poecilia*, en las tres zonas (E, O, S).

El análisis de similitud entre estaciones de colecta en base a la presencia y ausencia de las especies muestra dos grandes grupos I y II. Ambos grupos fueron establecidos a un 75 % de similitud, debido al 100 % de remplazamiento soportado para el primer nodo, infiriendo una mayor robustez y confiabilidad en la separación del dendrograma. Se obtuvo una correlación cofenética de 88 % (Fig. 2).

Tabla II. Listado taxonómico de las especies de peces registradas en las estaciones de muestreos de los ríos Gibara, Cuba. Presencia (1) y ausencia (0)

Orden/Familia/Especies	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9
Order Anguilliformes/Anguillidae									
1 <i>Anguilla rostrata</i> (Lesueur, 1817) ^A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Order Cypriniformes/Cyprinidae									
2 <i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758) ^I	1	0	1	1	0	1	1	1	1
3 <i>Hypophthalmichthys nobilis</i> (Richardson, 1845) ^I	0	0	0	1	1	0	1	1	1
Order Siluriformes/Clariidae									
4 <i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822) ^I	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Order Mugiliformes/Mugilidae									
5 <i>Agonostomus monticola</i> (Bancroft, 1834) ^A	0	0	1	1	1	1	1	1	1
6 <i>Joturus pichardi</i> Poey, 1860	0	0	0	1	1	1	1	1	0
Orden Cyprinodontiformes/Poeciliidae									
7 <i>Gambusia punctata</i> Poey, 1854 ^E	1	1	1	1	1	1	1	1	1
8 <i>Gambusia puncticulata</i> (Poey, 1854) ^A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9 <i>Girardinus denticulatus</i> (Garman, 1895) ^E	0	0	1	1	1	1	1	1	1
10 <i>Girardinus metallicus</i> (Poey, 1854) ^E	0	1	1	0	0	0	1	0	0
11 <i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1859) ^I	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12 <i>Poecilia vittata</i> (Guichenot, 1853) ^E	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Cyprinodontidae									
13 <i>Cubanichthys cubensis</i> (Eigenmann, 1903) ^E	0	0	1	0	0	0	0	0	0
14 <i>Cyprinodon artifrons</i> (Hubbs, 1936) ^A	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Order Synbranchiformes/Synbranchidae									
15 <i>Synbranchus marmoratus</i> (Bloch, 1795) ^A	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Order Gasterosteiformes/ Syngnathidae1									
16 <i>Microphis lineatus</i> (Kaup 1856) ^A	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Order Perciformes/Centrarchidae									
17 <i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802) ^I	0	0	0	0	0	0	1	0	1

		E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9
Cichlidae										
18	<i>Nandopsis ramsdeni</i> (Fowler, 1938) ^E	0	0	0	0	1	0	1	0	0
19	<i>Nandopsis tetracanthus</i> (Valenciennes, 1831) ^E	1	1	1	1	1	1	1	1	1
20	<i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852) ^I	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Eleotridae										
21	<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin, 1789) ^A	0	0	0	0	0	0	1	0	0
22	<i>Gobiomorus dormitor</i> (Lacepède, 1800) ^A	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Gobiidae										
23	<i>Awaous banana</i> (Valenciennes 1837) ^A	0	0	1	0	0	0	1	1	1
24	<i>Stcydium plumieri</i> (Bloch, 1786) ^A	0	1	1	1	1	1	0	1	0
TOTAL Especies		10	11	17	15	16	14	19	16	16

E: Endémicas, I: Introducidas, A: Autóctonas. Estaciones: E1, Río Gibara; E2, Río Socarreño; E3, Río El Uso; E4, Río Mateo; E5, Río Peña; E6, Río Los Alfonsoz; E7, Río Cacoyuguin; E8, Río Jobabo; E9, Río Yabazón.

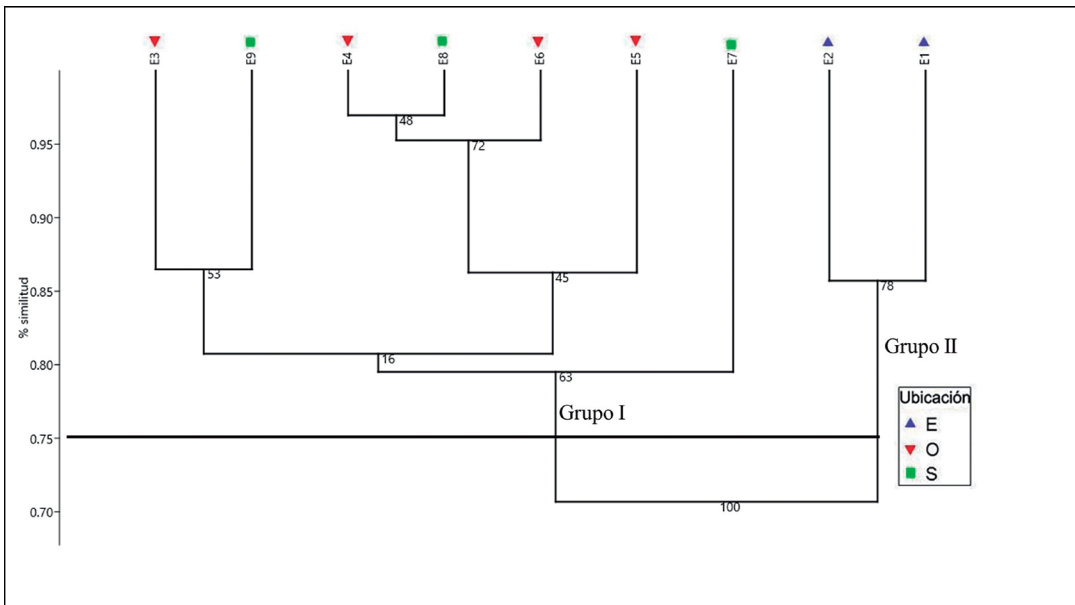


Figura 2. Dendrograma de similitud que muestra las asociaciones de los ríos en base a la presencia y ausencia de las especies en función de su localización en los ríos del Municipio de Gibara, Cuba. E1, Río Gibara; E2, Río Socarreño; E3, Río El Uso; E4, Río Mateo; E5, Río Peña; E6, Río Los Alfonsoz; E7, Río Cacoyuguin; E8, Río Jobabo; E9, Río Yabazón. Correlación copenética = 0.88.

La comparación estadística (ANOSIM) entre los dos grupos establecidos en el análisis de similitud, permitió obtener un valor del nivel de significación $p = 0.03$ y una fuerza de los factores sobre las muestras $R = 0.08$. Resultados que informan que no existen diferencias estadísticas entre ambos grupos. Además de no observarse una separación espacial bien definida entre los dos grupos conformados (Fig. 3). Las especies que más contribuyeron en la disimilitud entre ambos grupos fueron: *A. banana* (8.74 %), *A. monticola*, *G. denticulatus*, *A. taiasica* (8.65 %) respectivamente y *S. plumieri* (8.62 %), (Tabla III).

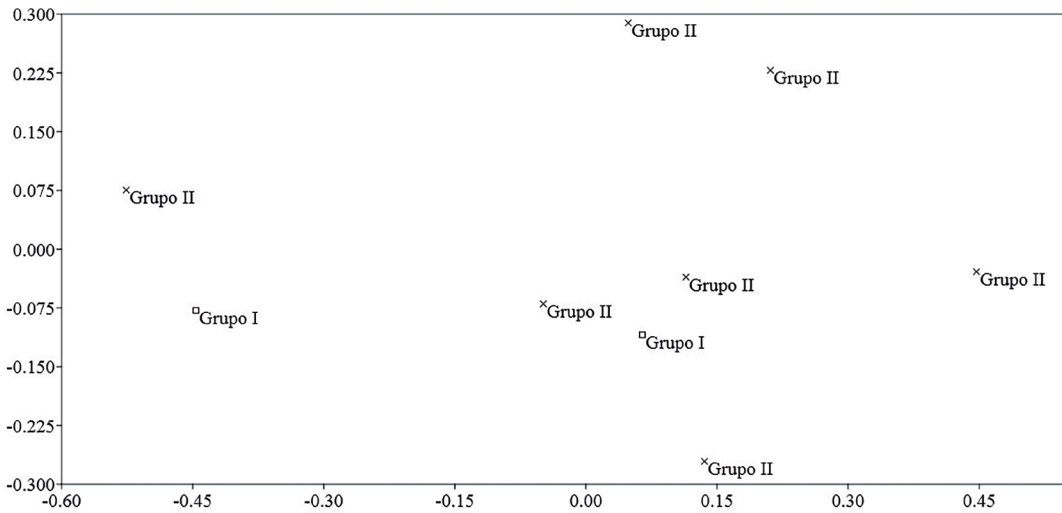


Figura 3. Representación del análisis de similitud (ANOSIM), a partir del empleo del índice de Sorensen, con 10 000 remplazamientos. Fuerza de los factores sobre las muestras $R = 0.08$ y nivel de significación $p = 0.03$.

Tabla III. Especies que más contribuyeron en la disimilitud entre los grupos formados en el análisis de similitud por el índice de Sørensen. Promedio de disimilitud general 20.82

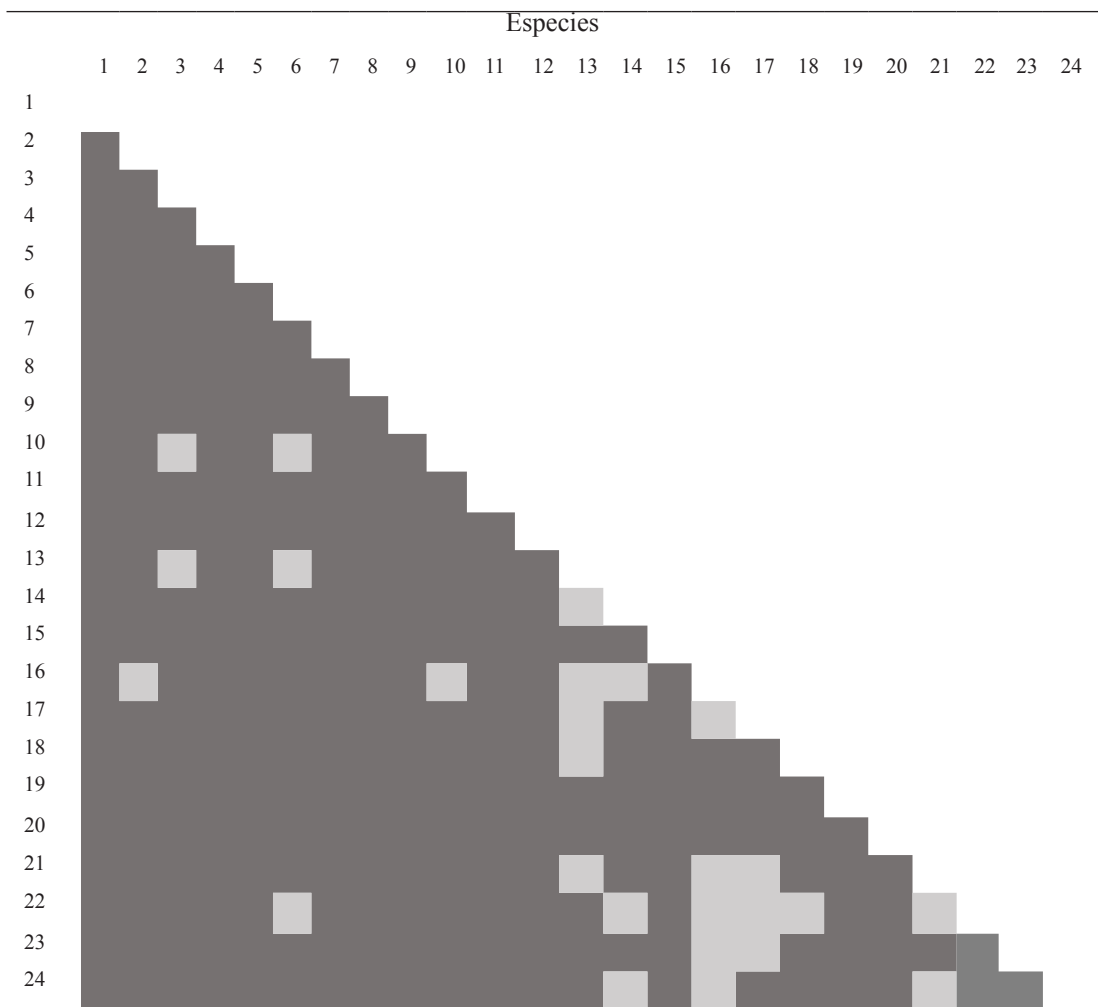
Especies	Promedio de disimilitud	Contribución (%)	Acumulación (%)
<i>Awaous banana</i>	1.82	8.74	8.64
<i>Agonostomus monticola</i>	1.80	8.65	17.39
<i>Girardinus denticulatus</i>	1.80	8.65	26.05
<i>Awaous taiasica</i>	1.80	8.65	34.7
<i>Sicydium plumieri</i>	1.79	8.62	43.32
<i>Joturus pichardi</i>	1.71	8.23	51.55
<i>Aristichthys nobilis</i>	1.70	8.18	59.74
<i>Girardinus metallicus</i>	1.47	7.1	66.84
<i>Dormitator maculatus</i>	1.38	6.63	73.47
<i>Ciprinus carpio</i>	1.07	5.13	78.6
<i>Gobiomorus dormitor</i>	0.91	4.39	83
<i>Micropterus salmoides</i>	0.88	4.26	87.27
<i>Nandopsis ramsdeni</i>	0.88	4.46	91.54
<i>Oostethus lineatus</i>	0.46	2.23	93.77
<i>Cubanichthys cubensis</i>	0.45	2.16	95.23
<i>Eleotris pisonis</i>	0.42	2.03	97.97
<i>Cyprinodon variegatus</i>	0.42	2.03	100

El grupo I del dendrograma, incluye los ríos localizados en la zona Este, donde se encuentran el río de Gibara y Socarreño con un 85 % de similitud, los mismos se caracterizan por la menor composición de especies. En el grupo II, se incluyen el resto de los ríos localizados en las zonas Oeste y Sur, presentando en este grupo una mayor similitud el río Mateo y Jobabo (96 %).

Ambos ríos presentaron una similitud del 95 % con Los Alfonzos. Los sitios mencionados anteriormente presentaron un 84 % con el río Peña. Similitud similar presentaron El Uso y Yabazón (86 %), ubicados en otro subgrupo. Presentando la menor similitud en el grupo II el río Cacoyuguin (77 %).

Los ríos presentes en el grupo II presentaron una mayor riqueza específica (15–20) y presencia similar de especies (Tabla IV). La zona Este se caracteriza por la presencia significativa de las cinco especies que ocurren en todos los sitios de muestreo, mientras que en las estaciones localizadas en las zonas Oeste y Sur del municipio de Gibara, se caracterizaron por la presencia de siete y ocho especies, dentro de las cuales *A. monticola*, *G. punctata* y *G. puncticulata* son compartidas.

Tabla IV. Co-ocurrencia (■) y no ocurrencia (□) de la ictiofauna que habita en los ríos del municipio de Gibara, Cuba



Especies: 1-*Anguilla rostrata*, 2-*Cyprinus carpio*, 3-*Hypophthalmichthys nobilis*, 4-*Clarias gariepinus*, 5-*Agonostomus monticola*, 6-*Joturus pichardi*, 7-*Gambusia punctata*, 8-*Gambusia puncticulata*, 9-*Girardinus denticulatus*, 10-*Girardinus metallicus*, 11-*Poecilia reticulata*, 12-*Poecilia vittata*, 13-*Cubanichthys cubensis*, 14-*Cyprinodon artifrons*, 15-*Synbranchus marmoratus*, 16-*Microphis lineatus*, 17-*Micropterus salmoides*, 18-*Nandopsis ramsdeni*, 19-*Nandopsis tetracanthus*, 20-*Oreochromis mossambicus*, 21-*Eleotris pisonis*, 22-*Gobiomorus dormitor*, 23-*Awaous banana*, 24-*Sicydium plumieri*.

DISCUSIÓN

En el 2016 se reportaron para el municipio Gibara 30 especies ictiológicas dulceacuícolas. Distribuidas en nueve órdenes, 14 familias y 25 géneros. El 34 % de las especies registradas fueron endémicas, con una especie local *Lucifuga gibarensis* (Reynaldo *et al.*, 2016). La diferencia del número de especies a las 24 registradas en el presente trabajo, es que en este estudio no se tuvieron en cuenta los cenotes y embalses presentes en el municipio, ya que los mismos constituyen ecosistemas de limitada conectividad.

Es importante mencionar la conectividad geográfica entre los diferentes ríos, partiendo del embalse Juan Saéz ubicado al Oeste del área de estudio, se presentan varios afluentes de pequeña dimensión, uno de estos afluentes tributa al río Los Alfonzos, donde se encuentra ubicada la (E6), y otro que se incorpora al río Peña (E5). El principal sitio de confluencia entre los diferentes ríos es el embalse antes mencionado. Existiendo pequeños arroyos más al Este, que conectan ambas estaciones de muestreo.

Considerando los resultados, Gotelli y Entsminger (2006), plantean que cuando el índice observado es mayor que el simulado, se puede inferir que las comunidades están estructuradas por competencia. El tamaño de efecto alcanzado en el análisis C-score de 2.04 se considera pequeño y es aceptable según Gotelli y Entsminger (2006) y expresa el tamaño del efecto estandarizado sobre la matriz observada, de dos desviaciones estándares sobre la media. Los pares de especies que presentaron más unidades de checkerboard fueron: *Joturus pichardi* con *Awaous banana* y *Cubanichthys cubensis*; *Sicydium plumieri* con *Ciprinus carpio*, *Cyprinodon artifrons*, *Eleotris pisonis* y *Hypophthalmichthys nobilis*. Estos grupos de especies presentaron seis unidades como el mayor valor contado en la matriz observada. Este resultado indica que estas especies compiten entre sí, por lo tanto nunca están presentes al mismo tiempo y en el mismo lugar en el período de muestreo. Un estudio similar en los ríos del centro de Brasil estableció las especies *Leporinus (L.) (L. friderici-L. octomaculatus, L. striatus-L. octomaculatus, L. friderici-L. striatus)* con más unidades de checkerboard (Arnhold *et al.*, 2019).

Una de las causas que pueden determinar la baja coexistencia de especies, es que los ríos muestreados solamente son capaces de soportar una sola especie de las antes mencionadas. Diamond (1975) identificó este comportamiento como distribución checkerboard, y agregó que la presencia de muchos pares de checkerboard en una comunidad es evidencia de roles de ensamblajes determinísticos.

Un incremento del C-score indica un aumento del grado de exclusividad mutal entre especies distintas (Gotelli, 2000). Las comunidades constituidas por especies con rasgos similares, presentan mayor interacción de competitividad, y las especies tienden a ocupar sitios diferentes, provocando un proceso de sobre dispersión y evocando patrones de co-ocurrencia en los peces dulceacuícolas (Weiher *et al.*, 1998). Los parámetros abióticos pueden influir en los procesos de co-ocurrencia entre especies (Peres-Neto *et al.*, 2001). En los ríos de Brasil se obtuvo asociaciones positivas en el análisis de los pares de especies ictiológicas por C-score. Estableciendo que la co-ocurrencia positiva de pares de checkerboard en una comunidad, puede ser explicada por diferencias específicas o por similitudes en el hábitat que establecen interacciones interespecíficas (Peres-Neto, 2004).

Es importante destacar que los modelos de co-ocurrencia aplicados en la distribución de especies de peces dulceacuícolas, son consistentes en detectar las interacciones entre las especies vía exclusión (Peres-Neto, 2004). Gotelli *et al.* (1997), sugirió que la co-ocurrencia negativa podría ser clasificada por patrones asociados como la segregación ecológica y del hábitat o segregación del hábitat. Especies con requerimientos del hábitat similar, frecuentemente tiende a no coexistir (Gotelli *et al.*, 1997).

MacArthur y Levins (1967) plantearon que la exclusión por competencia es el resultado de especies que utilizan similares recursos naturales, este comportamiento traería una asociación negativa o menor frecuencia de coexistencia que la esperada por aleatorización (Gotelli y Ellison, 2002; Stubbs y Wilson, 2004). Si la disponibilidad de recursos no es consistente entre comunidades locales o si el uso de los recursos está relacionado por la tolerancia de diferentes parámetros medioambientales, el efecto de la exclusión por competitividad sería más débil.

Especies que usan recursos similares podrían tener una menor frecuencia de co-ocurrencia que la esperada (característica de divergencia o características de desplazamiento), esto sugiere que los patrones de coexistencia de especies de comunidades locales están predominantemente determinados por competición interespecífica (Stubbs y Wilson, 2004). La baja co-ocurrencia entre especies estaría dado a la competición por alimento y ocupación de un hábitat similar (Grossman *et al.*, 1998).

Joturos pichardi, *A. banana* y *C. cubensis* prefieren habitar en ríos de aguas claras y arroyos. Su principal alimento consiste en algas filamentosas, detritus y larvas de insectos (Watson, 1996). Estas especies previamente fueron registradas frecuentemente en los mismos sitios, no así en la actualidad, producto probablemente de la contaminación de los hábitats, lo que ha llevado a la escasez de alimento y reducción de su nicho ecológico (Fernández y Ocaña, 2011).

Las especies *S. plumieri*, *C. artifrons* y *E. pisonis*, son autóctonas de Cuba, que habitan en ríos cercanos a zonas montañosas. Se alimentan principalmente de insectos y algas (Kullander, 2003). Es importante destacar que *S. plumieri* es una especie con alta tolerancia a la salinidad; esta característica le permite desplazarse a sitios cercanos al mar, lo que le confiere cierta ventaja en la exclusión por competencia y limitación de los recursos naturales con *C. artifrons* y *E. pisonis* especies que no pueden tolerar altas concentraciones de sal (Cottenie, 2005) además de ser una de las especies con mayor número de reportes el pasado año en el municipio Gibara (Reynaldo *et al.*, 2016). Recientemente se registró una elevada abundancia de *S. plumieri* en dolinas cercanas al mar en la Reserva Ecológica de Caletones.

No coexistió *S. plumieri* con *C. carpio* en los ríos Gibara, Yabazón, El Uso, Cacoyuguin y Socarreño, estando presente ambas especies al mismo tiempo en los restantes ríos. Este resultado puede ser a que *C. carpio* como especie exótica invasora, ha desplazado a *S. plumieri* en los ríos antes mencionados (Ponce de León y Rodríguez, 2010b). *Hypophthalmichthys nobilis* constituye otra especie invasora con menor co-ocurrencia con *S. plumieri* en prácticamente todos los sitios, exceptuando río Gibara y Los Alfonso, no encontrándose en ambos ríos.

Eleotris pisonis no estuvo presente con *S. plumieri* en la mayoría de los ríos estudiados, con excepción de Gibara (zona Este), en donde estuvieron ausentes. Ambas son autóctonas de Cuba y probablemente no coexistan, pudiendo influir la reducción de alimento y el cambio de las variables físico-químicas ambientales. Lo cual contribuye a la baja coexistencia de ambas especies ictiológicas (Lack, 1976).

Las especies *C. carpio* y *H. nobilis* han sido introducidas en Cuba por razones económicas y de cultivo, siendo *C. carpio* una de las especies introducidas con mayor número de reportes el pasado año en el municipio de Gibara (Reynaldo *et al.*, 2016). Estas especies tienen características ecológicas diferentes a las que presenta la especie nativa *S. plumieri*, producto de su historia evolutiva, lo que determina su éxito o fracaso adaptativo en diferentes ecosistemas. Estas dos especies interactúan con *S. plumieri* y otras especies nativas como depredadores o al establecer relaciones de competencia por los recursos del hábitat (Ponce de León y Rodríguez, 2010b).

Asimismo, constituyen especies invasoras que se adaptan a todos los climas, desde templados hasta tropicales, pero siempre prefieren las aguas tranquilas, estancadas y de poca profundidad (Zambrano y Hinojosa, 1999). No toleran altas salinidades y su alimentación principal la constituyen crustáceos, moluscos, poliquetos, larvas de insectos, plantas y peces pequeños. Son especies de alta fecundidad y tolerantes a factores ambientales desfavorables (Saikia y Das, 2009). Los efectos de las especies de peces exóticos sobre las poblaciones de peces nativos pueden ser muy diversos y, en la mayoría de los casos, tienen un impacto negativo.

Algunos de los efectos ecológicos más comunes atribuidos a los peces introducidos lo constituyen la alteración del hábitat, la introducción de enfermedades, la competencia, depredación e hibridación (Hill, 2002).

Reynaldo *et al.* (2016) reportaron las localidades con el mayor número de peces endémicos, ubicados principalmente en ríos y embalses en la zona Oeste del municipio de Gibara, siendo: *G. punctata*, *P. vittata* y *Nandopsis tetracanthus* las especies detectadas con mayor frecuencia. Las mismas constituyen predadores tope en la red trófica de estos sistemas lacustres, influyen directamente en la estructura y funcionalidad de estos embalses (Sabater *et al.*, 2009).

Con relación a los sitios donde se evidencia la menor co-ocurrencia de *J. pichardi* con *A. banana* y *C. cubensis* fue en los ríos localizados en la zona Sur del municipio, denominados Jobabo, Socarreño, El Uso, Mateo, Cacoyuguin, Peña y Los Alfonso. Sitios donde la competencia por el alimento podría ser más intensa, así como la ocupación de las mejores áreas del río para habitar, posibilitando el desplazamiento entre especies (Jackson *et al.*, 2001). Otro aspecto que puede influir en la baja coexistencia, en estos ríos, es que presentan grandes represamientos de agua, pudiendo constituir una barrera física, que limitaría el desplazamiento de los peces, siendo más acentuado en periodo de seca (Reynaldo *et al.*, 2016).

Weiherr y Keddy (1999), sugirieron que el incremento de condiciones ambientales desfavorables (adversidad medioambiental) o estrés, disminuyen la diversidad funcional en una comunidad, por limitación del rango de los grupos funcionales. Esto trae como consecuencia la competencia por limitación de recursos, en comunidades locales de peces. La variación temporal en el régimen del flujo de los ríos y arroyos, época de lluvia y seca es considerado como la fuente más importante de perturbación natural en sistemas dulceacuícolas (Jackson *et al.*, 2001).

Ocurriendo la exclusión competitiva entre especies con característica funcionales similares. Weiherr y Keddy (1999) plantearon que el traslape de nicho podría ser más intenso bajo estas condiciones de adversidad medio-ambiental, y aún mayor cuando se pone de manifiesto la competitividad por adversidad en el medio. Wilson y Lee (2000) determinaron que la competición intensiva, decrecería con el incremento de estrés, sugiriendo que el aumento de estrés estaría asociado a la reducción de la disponibilidad de los recursos en el medio.

Los ríos ubicados en la zona Sur presentan un mayor número de embalses producto del desarrollo agrícola, mientras que, en la parte Oeste de la zona de estudio, se registra una red fluvial de buen desarrollo hidrológico, con la presencia de la cuenca hidrográfica del río Cacoyuguin, la cual es la que ocupa mayor área territorial con sus afluentes: Socarreño, Uñitas, Santa Clara, Cuevitas, Managuaco, Pedregoso y Jobabo (Reynaldo *et al.*, 2016).

Si las limitaciones del nicho limitan el número de especies coexistentes, la varianza en la riqueza entre sitios debe ser relativamente menor a la del modelo nulo. En las comunidades estructuradas por competencia, debe ser menor el índice de radio de la varianza al índice simulado. No es el caso del comportamiento obtenido en este estudio, donde se obtuvo un valor del índice observado igual 3.8689 y un índice de varianza simulado igual a 1.70732,

con una varianza de 0.5482, existiendo una diferencia significativa entre la matriz observada con relación a la simulada $p = 0.0104$ (observada $> =$ esperada). Este resultado representa que existen más unidades de co-ocurrencias en la matriz simulada que en la observada y se evidencia una probabilidad del tamaño de efecto del índice observado mayor al esperado (Gotelli y Entsminger, 2006).

El índice observado > 1 , indica que las especies se distribuyen en dependencia al número de sitios (Gotelli y Entsminger, 2006). A medida que se incrementa el número de lugares muestreados, existe una mayor distribución y riqueza de especies en los diferentes ríos. El valor obtenido en el índice observado permite determinar la existencia de una fuerte covarianza positiva entre la riqueza de especies y el número de sitios (Wilson *et al.*, 1987).

El análisis de similitud ictiológica entre los diferentes sitios muestreados en relación a la presencia y ausencia de los peces dulceacuícolas, permitió establecer dos grandes Grupos, siendo el río Jobabo y El Uso los de mayor porcentaje de similitud en el grupo I, destacando que ambos sitios se encuentran alejados geográficamente y a su vez compartieron la mayor composición de especies. A diferencia del río Cacoyuguin con el menor porcentaje de similitud, encontrándose más cerca geográficamente del río Jobabo. En el grupo II presentaron mayor similitud los ríos Gibara y Socarreño ambos relativamente distantes. En la comparación estadística entre ambos grupos se obtuvo un nivel de significación de $p < 0.05$ y un valor de rango de disimilitud cercano a cero, demostrándose que no existe diferencias estadísticas entre ambos grupos (Clarke, 1993). Al no detectarse diferencias estadísticas significativas, donde se infiere que la composición de especies no es un factor excluyente.

El valor de 88 % de correlación cofenética, permite inferir una elevada correlación entre las distancias de la matriz simulada y la real. Este elevado valor de correlación permite inferir una buena representación de las distancias individuales entre los sitios ubicados en el dendrograma de similitud (Gotelli y Ellison, 2004). Las especies que más contribuyeron en la disimilitud del dendrograma fueron: *A. banana* con una distribución más restringida, a diferencia de *A. monticola*, *G. denticulatus*, *A. taiasica*, *S. plumieri* con una distribución más amplia.

CONCLUSIÓN

Se determinó seis unidades de checkerboard, destacando los pares de especies *J. pichardi* con *A. banana* y *C. cubensis*; *S. plumieri* con *C. carpio*, *C. artifrons*, *E. pisonis* y *H. nobilis*. Se estableció que las especies se distribuyeron en función de los sitios. En el análisis de similitud se obtuvo dos grupos, no encontrando diferencias estadísticas entre los mismos, siendo las especies *A. banana*, *A. monticola*, *G. denticulatus*, *A. taiasica* y *S. plumieri* las que más contribuyeron en la disimilitud.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue desarrollado en el marco del proyecto de Investigación: Evaluación de los riesgos de la diversidad biológica en ecosistemas clave de los municipios Mayarí, Gibara y Moa, en la provincia de Holguín. También agradecemos al compañero Norberto Guerra Guerra por la elaboración del Mapa. Se agradece al proyecto ECOVALOR auspiciado por el GEF-PNUD. Además de Idea Wild por facilitar parte del equipamiento de campo empleado.

LITERATURA CITADA

- Alayo, P. 1973. Lista de los peces fluviales de Cuba. *Torreia Nueva Serie*, 29: 19–73.
- Alayo, P. 1974. Guía elemental de las aguas dulces de Cuba. *Torreia Nueva Serie*, 37: 1–79.
- Albrecht, M. y N. J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126: 134–141.
- Araújo, M. B., A. Rozenfeld, C. Rahbek, y P. A. Marquet. 2011. Using species co-occurrence networks to assess the impacts of climate change. *Ecography*, 34: 897–908.
- Arnhold, T. R., J. Penha, K. B. Peoples y L. A. F. Mateus. 2019. Positive co-occurrence between feeding-associative savannah fishes depends on species and habitat. *Freshwater Biology*, 64 (5): 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/fwb.13283>
- Blasina, G., J. Molina, A. Lopez Cazorla y J. D. Astarloa. 2016. Relationship between ecomorphology and trophic segregation in four closely related sympatric fish species (Teleostei, Sciaenidae). *Comptes Rendus Biologies*, 339: 498–506.
- Brown, J. H. y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54 (4): 788–797.
- Caswell, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecology Monography*, 46: 327–54.
- Ce're'ghino, R., F. Santoul, A. Compin, J. Figuerola y S. Mastrorillo. 2005. Co-occurrence Patterns of Some Small-bodied Freshwater Fishes in Southwestern France: Implications for Fish Conservation and Environmental Management. *Ambio*, 34 (6): 440–444.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117–143.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. (2^{da} ed.). *Plymouth*, U.K. PRIMER-E, Ltd, 172 pp.
- Connor, E. F. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60: 1132–1140.
- Cook, R. y J. F. Quinn. 1995. The importance of colonization in nested species subsets. *Oecologia*, 102: 413–424.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letter*, 8: 1175–1182.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. *En*: M. L. Cody y J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, EE.UU. Harvard University Press, 342–444 pp.
- Echevarría, G. y J. P. Rodríguez. 2017. Co-occurrence patterns of fish species in two aquatic habitats of the Arauca River floodplain, Venezuela. *Akjournals*, 18 (2): 137–148.

- Erős, T., Takács, P. Specziár, A. Schmera, D. y P. Sály. 2016. Effect of landscape context on fish metacommunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology*, 62: 1–14.
- Fernández, R. O., A. S. Aranda, y R. D. Leyva. 2003. Zonificación del Municipio Gibara, útil de trabajo para el comienzo de las actividades extensión agrícola. *Ciencias Holguín*, 9 (4): 1–8.
- Fernández, V. A. y B. F. Ocaña. 2011. Biodiversidad de la zona norte oriental de Cuba: Las Tunas-Holguín y Guantánamo, Informe de Proyecto Nacional de Ciencia y Técnica. Fondos informativos del CISAT-Holguín y GEPROG-AMA-CITMA, 130 pp.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4: 1–9.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81: 2606–2621.
- Gotelli, N. J. y A. E. Arnett. 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letter*, 3: 257–261.
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99: 591–599.
- Gotelli, N. J. y A. M. Ellison. 2004. A primer of ecological statistics. *Sunderland: Sinauer Associates*, 102.
- Gotelli, N. J. y G. L. Entsminger. 2006. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://garyentsminger.com/ecosim.html> (accesado: 26 de enero, 2018).
- Gotelli, N. J. y G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Washington, EE. UU. *Smithsonian Institution Press*, 959 pp.
- Gotelli, N. J., N. J. Buckley y J. A. Wiens. 1997. Co-occurrence of Australian land birds: Diamond's assembly rules revisited. *Oikos*, 80: 311–324.
- Grossman, G. D., R. E. Ratajczak y F. C. Crawford. 1998. Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecology Monography*, 68: 395–420.
- Hill, J. E. 2002. Exotic fishes in Florida, LakeLines, North American Lake. *Management Society*, 22 (1): 39–43.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto y J. D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities the roles of biotic, abiotic and spatial factors? *Canada. Journal Fishes Aquatic Science*, 58: 157–170.
- Kullander, S. O. 2003. Gobiidae (Gobies). *En*: Reis, R. E., S. O. Kullander y C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Brasil. *EDIPUCRS*, 657–665 pp.
- Lack, D. L. 1976. Island biology, illustrated by the land birds of Jamaica. Berkeley, EE.UU. *University of California Press*, 256–298 pp.

- Lowe-McConnell, R. M. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, Reino Unido. *Cambridge University Press*, 400 pp.
- MacArthur, R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Natural*, 101: 377–385.
- Manly, B. F. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology*, 76: 1109–1115.
- Palmer, T. M., M. L. Stanton y T. P. Young. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Natural*, 162: 63–79.
- Pease, A., J. M. Taylor, K. O. Winemiller y R. S. King. 2015. Ecoregional, catchment, and reach-scale environmental factors shape functional-trait structure of stream fish assemblages. *Hydrobiologia*, 753: 265–283.
- Peres-Neto, P. R., J. D. Olden y D. A. Jackson. 2001. Environmentally constrained null models: site suitability as occupancy criterion. *Oikos*, 93: 110–120.
- Peres-Neto, P. R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in stream: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecología*, 140: 352–360.
- Poff, N. L. y J. D. Allen. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrologic variability. *Ecology*, 76: 606–627.
- Ponce de León, J. L. y R. S. Rodríguez. 2010a. Ecology of Cuban species of the family Poeciliidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). En: Uribe, M. C., H. J. Grier (Eds.) *Viviparous fishes II*. Florida. *New Life Publications*, 357–374 pp.
- Ponce de León, J. L. y R. S. Rodríguez. 2010b. Peces cubanos de familia Poeciliidae. La Habana, Cuba. *Editorial Academia*, 30 pp.
- Resetarits, W. J. y J. Bernardo 1998. Experimental ecology: issues and perspectives. New York, EE. UU. *Oxford University Press*, 331 pp.
- Reynaldo, C. E., T. A. Vega, V. A. Fernández y G. E. Córdova. 2016. Distribución y similitud de los peces dulceacuícolas del municipio Gibara, Holguín, Cuba. *Novitates Caribaea*, 10: 71–86.
- Rodríguez M. A. y W. M. Lewis. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecology Monography*, 67: 109–128.
- Sabater, S., J. C. Donato, A. Giorgi y A. Elosegui. 2009. El río como ecosistema. En: Elosegui, A., S. Sabater y I. Cortés (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*, Madrid, España. Fundación BBVA Press, 23–38 pp.
- Saikia, S. K. y D. N. Das. 2009. Feeding ecology of common carp *Cyprinus carpio* L. in a rice fish culture system of the *Apatani plateau* (Arunachal Pradesh, India). *Aquatic Ecology*, 43 (2): 559–568.

- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65: 998–1005.
- Stone, L. y A. Roberts. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85: 74–79.
- Stubbs, W. J. y J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal Ecology*, 92: 557–567.
- Sørensen, T. 1957. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, 5 (4): 1–34.
- Taylor, P. H. y S. D. Gaines. 1999. Can Rapoport's rule be rescued? Modeling causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology*, 80: 2474–2482.
- Vega, T. A., C. E. Reynaldo, V. A. Fernández, B. F. Ocaña y G. N. Guerra. 2017. Peces dulceacuicolas de Holguín. *Poeyana*, 504: 33–37.
- Watson, R. E. 1996. Revision of the subgenus *Awaous* (Chonophorus) (Teleostei: Gobiidae). *Ichthyology Explor Freshwater*, 7 (1): 1–18.
- Weiher, E., G. D. Clarke y P. A. Keddy. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81: 309–322.
- Weiher, E. y P. Keddy. 1999. Introduction: the scope and goals of research on assembly rules. En: Weiher, E. y P. Keddy (Eds.), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, Cambridge. EE.UU. Cambridge University Press, 1–20 pp.
- Wilson, J. B. 1987. Methods for detecting non-randomness in species co-occurrences: a contribution. *Oecologia*, 73: 579–582.
- Wilson, J. B. y W. G. Lee. 2000. C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos*, 91: 77–96.
- Wilson, J. B., H. Gitay y A. D. Agnew. 1987. Does niche limitation exist? Functional. *Ecology*, 1: 391–397.
- Zambrano, L. y D. Hinojosa 1999. Direct and indirect effects of carp *Cyprinus carpio* L. on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in central Mexico. *Hydrobiologia*, 409: 131–138.

[Recibido: 04 de febrero, 2020. Aceptado para publicación: 20 de noviembre, 2020]