



Ensamble florístico de un gradiente de vegetación de costa arenosa en Playas del Este, La Habana, Cuba

Plant assemblage of a sandy coast vegetation gradient in Playas del Este, La Habana, Cuba

Zehnia Cuervo*, Jorge Luis Fontenla* y Alberto Álvarez

Palabras clave: conectividad, diversidad beta, dunas

Key words: beta diversity, nestedness, sandy dunes

Recibido: 14/03/2018

Aceptado: 21/07/2018

RESUMEN

Se determinaron la composición y estructura florística de un gradiente de vegetación en un sistema de dunas de Playas del Este de La Habana, Cuba. Se observaron un total de 54 especies de plantas entre sus zonas biotopográficas. Las especies que más aportaron a la cobertura vegetal del sistema fueron *Coccoloba uvifera*, *Canavalia rosea* y *Bidens alba*. La vegetación del área se observó estructurada en un gradiente bien delimitado de zonas biotopográficas (Base Frontal, Pendiente Frontal, Cara Posterior y Postduna), donde la riqueza de especies y la diversidad se incrementaron de manera significativa en la dirección Base Frontal a Postduna. La Cara Posterior de la duna fue la zona con mayor conectividad y de menor diversidad beta promedio. El componente de la diversidad beta de mayor relevancia a través del gradiente fue el de diferencia de riqueza de especies. Esta diferencia resultó anidada de manera significativa entre zonas y entre especies.

INTRODUCCIÓN

Las dunas costeras constituyen formaciones arenosas de origen eólico con topografía heterogénea, modeladas por procesos geomorfológicos y biológicos, tales como la acción del viento y la sucesión vegetal, respectivamente (Moreno-Casasola, 2004). Torres *et al.* (2010) identifican los siguientes servicios ambientales que brindan los ensambles de plantas de las dunas: protección contra la acción erosiva del viento y del mar, formación de suelo, así

ABSTRACT

Species composition and community structure of the vegetation in a sandy dune system gradient in eastern Habana beaches were determined. There were observed 54 plant species across the dune's biotopographic zones (Frontal Base, Frontal Slope, Back Side, Postdune). The species with the major contribution to plant coverage were *Coccoloba uvifera*, *Canavalia rosea* and *Bidens alba*. Plant composition in a well-defined gradient across the biotopographic zones was structured. Species richness increased significantly from the Frontal Base to the Postdune zones. The most important beta diversity component was difference in species richness. Species richness was significant nestedness across the gradient.

como refugio y alimento a miembros de la fauna. Otro servicio ambiental es el de cumplimentar necesidades culturales de las personas (Moberg y Schultz, 2013), como es la preservación natural de las playas para esparcimiento y contemplación de la naturaleza.

El paisaje dunar de las playas, con alto nivel de antropización, puede concebirse como un sistema social-ecológico, los cuales emergen de interdependencias y retroacciones recíprocas sociedad-naturaleza (Moberg y

*Autores para correspondencia: zehnia@ecologia.cu, fontenla@ecologia.cu

Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, Carretera Varona 11835

e/ Oriente y Lindero, Calabazar, Boyeros, La Habana 19, C.P. 11900. La Habana, Cuba.

Shultz, 2013). La existencia estable de la vegetación de estos ecosistemas preserva las playas que requiere la sociedad, pero no podrían auto-mantenerse sin una acción racional encaminada a su protección por parte de las entidades sociales. Los sistemas de dunas costeras presentan gradientes ambientales bien marcados y se encuentran en peligro a nivel mundial (Moreno-Casasola y Vázquez, 2006).

Álvarez y Ricardo (2009, 2011), destacan la importancia de la vegetación en el crecimiento y consolidación de las dunas costeras, y subrayan que los estudios sobre vegetación de dunas arenosas en Cuba resultan escasos. Dichos autores observaron 112 especies de plantas en el sistema dunar desde Playa el Mégano hasta Guanabo, pertenecientes a las playas del este de La Habana. La vegetación de este tramo costero se corresponde con la fisionomía del “complejo de vegetación de costa arenosa”, caracterizado por la estructura herbácea de la vegetación (Capote y Berazaín, 1984).

La topografía de las dunas estructura microambientes que limitan el tipo de especies que se pueden establecer, las cuales, a su vez, modifican la topografía. Estos sistemas de intensa interacción e interdependencia mutua entre factores físicos y biológicos son llamados zonas biotopográficas por Moreno-Casasola y Vázquez (2006), denominación seguida en el presente estudio.

Álvarez y Ricardo (2009) denominan zona topográfica a cada una de las transiciones que se distinguen en las dunas. Los nombres de las zonas adoptados en el presente estudio (modificados de Álvarez y Ricardo, 2009) fueron los siguientes: 1) base frontal de la duna: primera zona con vegetación más cercana al mar; 2) pendiente frontal de la duna: cara frontal a barlovento de la duna; 3) cara posterior de la duna: parte superior de la duna y pendiente a sotavento, y 4) postduna: zona a continuación de la pendiente a sotavento y que forma parte del sistema dunar. En el caso específico de este estudio, la postduna limitaba con el vial asfaltado que recorre el área.

El objetivo general del estudio consiste en corroborar si la composición y estructura de la vegetación de esta zona del litoral habanero, sometida a tensiones ambientales como resultado de las actividades humanas, mantiene un patrón esperado de incremento de riqueza de especies y heterogeneidad en la distribución de su composición de especies y cobertura vegetal, desde la zona más cercana al mar hasta la postduna. De igual modo, se precisará si la composición de la vegetación adopta un patrón anidado significativo a través de las zonas biotopográficas, lo cual es de esperar en un gradiente bien estructurado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en las llamadas “Playas del Este”, localizadas a 20 km al este de La Habana y orientadas en el sentido Oeste a Este de una línea costera que abarca 11 km. El estudio se realizó a lo largo de 1430 m en tres sitios de un tramo de costa entre las playas Santa María (23°10'28.728" N, 82°10'22.129" W) y Boca Ciega (23°10'19.726" N, 82°9'33.003" W) entre los meses de enero y diciembre de 2014 (Fig. 1). El ancho medio del área utilizada por los bañistas variaba desde 35 m en Boca Ciega, hasta 50 m en Santa María. La altura de las dunas, sobre el nivel de la playa, fluctuó desde 1.5 m hasta 6.0 m.

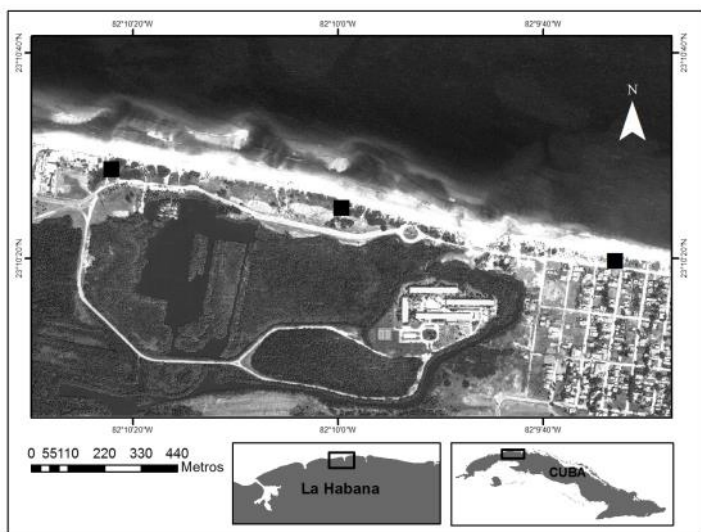


Figura 1. Localización del área de estudio. Cuadrados negros señalan las localidades estudiadas entre las playas de Santa María y Boca Ciega al este de La Habana.

Figure 1. Localization of studied areas. Black squares show the studied plots between Santa María and Boca Ciega beaches, at eastern Havana.

Muestreo de la vegetación

En cada sitio de muestreo se establecieron 16 parcelas, paralelas a la línea de costa, de 10 m de largo X 1 m de ancho cada una, separadas por espacios de 3 m de ancho. Las parcelas se dividieron en cuadrados de 1 X 1 m. En cada uno de estos cuadrados se registraron la composición y la cobertura vegetal de cada especie. La cobertura se midió mediante el cálculo del área ocupada por cada especie dentro de los cuadrados. La matriz de datos se confeccionó con los valores promedio de cobertura. En cada zona biotopográfica de cada sitio se tomó una muestra de arena para medir el pH en agua y en cloruro de potasio, más el contenido de fósforo asimilable (mgg^{-1}), calcio (cmolkg^{-1}), magnesio (cmolkg^{-1})

(cmolkg^{-1}), sodio (cmolkg^{-1}), potasio (cmolkg^{-1}) y materia orgánica (%). Las muestras fueron analizadas en el Centro de Ingeniería e Investigaciones Químicas del Vedado, La Habana. La identificación de la flora se realizó mediante Acevedo-Rodríguez y Strong (2012) y consultas en el Herbario Nacional Onaney Muñiz (HAC) del Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba.

Análisis de datos

Para determinar la contribución promedio en cobertura vegetal de las especies por zonas biotopográficas se utilizó un análisis SIMPER (porcentaje de similitud), mediante el índice de Bray-Curtis. El ordenamiento de las zonas biotopográficas, según la presencia y cobertura de sus especies, así como su asociación con las variables ambientales, se determinaron mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). La configuración final se obtuvo de una medida con el menor valor de "stress" de la matriz y el mayor valor de correlación de los datos con el primer eje. Una configuración con stress cercano a cero o menor que 0.10 ofrece una buena representación de las relaciones entre los datos (NCC Statistical Software, 2017).

La heterogeneidad en la distribución de las coberturas entre pares contiguos de zonas biotopográficas se estimó mediante el índice de equitabilidad (e^H/S) de Buzas y Gibson. La expresión e^H , o exponencial del índice de entropía de Shannon, representa el "número efectivo de especies", o "diversidad verdadera", el cual sería el número de especies que tendría un ensamble si todas las especies tuvieran la misma abundancia. La diversidad máxima posible para un ensamble en particular equivale a la riqueza de especies observada (Jost 2006, 2007; Gotelli y Chao, 2013). S es el número de especies observadas en cada zona.

Las comparaciones entre pares de zonas, se realizaron mediante 9 999 matrices aleatorias entre los valores de riqueza de especies y cobertura para cada par de zonas, cada una con los mismos totales por filas y columnas que la original. Un valor de P entre 0.05-0.01 indica diferencia significativa en el valor del índice entre zonas. El paquete estadístico utilizado para los análisis anteriores fue PAST versión 3.0 (Hammer, 2012).

La diversidad beta, o variación en la composición de especies entre zonas biotopográficas, se calculó según la propuesta de Carvalho *et al.* (2012, 2013), donde beta total (β_{to}) = $b+c/S$, b y c representan el número de especies exclusivas de cada zona y S el número total de especies entre las dos zonas. La diversidad beta representa la disimilitud de la composición de especies entre pares de zonas y es posible descomponerla en los

dos componentes independientes que siguen: reemplazo de especies, $\beta_{re} = 2$ (min b,c)/ S y diferencia de riqueza de especies, $\beta_{ri} = b-c/S$.

El posible grado de anidamiento se estimó mediante el coeficiente NODF de Almeida-Neto *et al.* (2008). Un patrón de distribución anidado es aquel donde las especies presentes en sitios o zonas más pobres en especies tienden a estar presentes también en sitios o zonas más ricos en especies (Almeida-Neto *et al.*, 2008). El algoritmo de modelo nulo utilizado para la matriz de presencia-ausencia fue el Fijo-Fijo (1000 simulaciones de la matriz original), el cual no realiza asunciones sobre el tipo de ocurrencia de las especies entre sitios. La matriz se compactó mediante la riqueza de especies.

De igual modo, se calculó el anidamiento teniendo en cuenta la cobertura vegetal de las especies. El algoritmo de modelo nulo empleado fue rc , el cual asigna especies a las celdas de la matriz de manera proporcional a las abundancias observadas por totales de filas y columnas. En el caso de gradientes, se sugiere que la matriz sea compactada por una opción distinta a la riqueza de especies (Ulrich, 2010). En este estudio se utilizó la opción as , la cual compacta acorde a la distribución de las especies y sus coberturas.

La significación estadística se infirió por los límites de confianza (95%) de los valores observados. Si el valor observado se encuentra por debajo del límite inferior de confianza se asume que existe un patrón anidado con significación estadística. De manera adicional, se calculó el Efecto de Tamaño Estandarizado (SES), resultante de las diferencias entre los promedios de los valores observados y los simulados, sobre la desviación estándar de las desviaciones de los valores simulados.

Este estadístico asume que los datos tienen distribución normal, pero resulta útil calcularlo por su potencialidad de comparación no sesgada con otros estudios semejantes (Almeida-Neto *et al.*, 2008), el programa utilizado fue NODF (Ulrich, 2010). Por último, se calculó para cada especie de planta el número de presencias-ausencias necesarias para que la misma ocupe una posición perfectamente anidada en la matriz de datos. El programa empleado fue NESTEDNESS (Ulrich, 2008).

RESULTADOS

Se identificaron 54 especies de plantas entre las zonas estudiadas (Tabla 1). La disimilitud de la composición de especies a lo largo del gradiente resultó elevada, con un valor del índice de Bray-Curtis de 80,8%. Las especies con mayor contribución a la cobertura vegetal fueron

Bidens alba, *Canavalia rosea* y *Coccoloba uvifera*. De manera particular, las especies con mayor cobertura en la base frontal fueron *Sporobolus virginicus*, *Paspalum distachyon* y *Sesuvium portulacastrum*. A partir de la pendiente frontal, las especies con mayor cobertura

fueron *Coccoloba uvifera*, *Canavalia rosea* y *Bidens alba*. Por su parte, *Sporobolus virginicus* y *Sesuvium portulacastrum* fueron las únicas especies que se distribuyeron a través de las cuatro zonas biotopográficas.

Tabla 1. Cobertura vegetal promedio de las especies de plantas en el perfil Tropicoco-Boca Ciega. Base frontal de la duna (BFD), Pendiente frontal de la duna (PFD), Cara posterior de la duna (CPD), Postduna (PDU). Contribución de cada especie en cobertura al sistema dunar (CC).

Table 1. Average vegetal cover of plant species in the profile Tropicoco-Boca Ciega. (BF), Frontal basis, (PF), Frontal slope, (CP), Posterior side, (PD), Postdune. Species coverage contribution to the dune system (CC).

ESPECIES	BF	PF	CP	PD	CC (%)
<i>Bidens alba</i> L.	0	2.2	16.7	7.5	9.54
<i>Canavalia rosea</i> (Sw.) DC.	0	2.5	15.1	7.9	9.53
<i>Coccoloba uvifera</i> Jacq.	0	14	11.4	13.2	9.18
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	0	0	5.5	6.9	9.11
<i>Cenchrus tribuloides</i> L.	0	2.2	3.7	3.7	6.09
<i>Panicum amarum</i> Hitchc.et Chasse	0	2.4	9.8	1.9	5.96
<i>Sporobolus virginicus</i> (L.)Kunth	1.2	2.1	0.78	0.47	4.00
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	0	0	0.38	3.7	3.12
<i>Cocos nucifera</i> L.	0	0.5	0	2.3	3.09
<i>Dichanthium annulatum</i> (Forsk.) Stapf.	0	0.2	3.4	0.56	2.97
<i>Sabal palmetto</i> (Walt.) Lodd..ex Schult.)	0	0	0.18	3	2.82
<i>Ipomoea pes-caprae</i> (L.) Sweet	0	0.14	0.35	0.19	2.46
<i>Eustachys petraea</i> (Sw)Desv.	0	0	1.8	1.7	2.45
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	0	0	0	3.1	2.45
<i>Tribulus cistoides</i> L.	0	0	2	0.73	2.18
<i>Portulaca oleraceae</i> L.	0	0	3.2	0	2.09
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	0	0	3.1	0.03	1.67
<i>Paspalum distachyon</i> Poit.	0.8	0	0	0	1.61
<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Creene	0	0	0	2.4	1.36
<i>Sesuvium portulacastrum</i> L.	0.5	0.2	0.73	0.36	1.35
<i>Sporobolus domingensis</i> (Trin.) Kunth.	0	0	2.1	0.23	1.24
<i>Blutaparon vermiculare</i> (L.) Mears	0	0	0	1.9	1.09
<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski	0	0.5	0.33	0.23	1.07
<i>Sporobolus pyramidatus</i> (L.) Rich.	0	0	1.4	0.51	1.07
<i>Spilanthes urens</i> Jacq.	0	0	5	0.98	1.06
<i>Dichrostachys cinerea</i> (L.)Wight et Arn.	0	0	1.3	0.05	1.04
<i>Fimbristylis cymosa</i> R.Br.	0	0	0	1.8	1.02
<i>Waltheria americana</i> L.	0	0	1.3	0.31	0.96
<i>Stylosanthes hamata</i> (L.) Thaubert	0	0	0	0.78	0.83
<i>Fuirena simplex</i> Valh.	0	0	0	1.4	0.81
<i>Uniola paniculata</i> L.	0	0.18	1	0	0.76
<i>Digitaria insularis</i> (L.) Mez. Ex Ekm.	0	0	0	1.3	0.73
<i>Fimbristylis castanea</i> (Michx.) Vahl.	0	0	0	1.3	0.72
<i>Lantana involucrata</i> L.	0	0	1.2	0.028	0.64
<i>Casuarina equisetifolia</i> L.	0	0	0.39	0	0.58
<i>Crotalaria retusa</i> L.	0	0	0	0.06	0.46
<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	0	0	0	0.76	0.43
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.	0	0	0	0.69	0.39
<i>Dichanthium caricosum</i> (L.) Camus	0	0	0.35	0	0.38
<i>Yucca aloifolia</i> L.	0	0	0	0.6	0.34
<i>Hymenocallis arenicola</i> Northrop	0	0	0	0.3	0.31

Tabla 1. Cobertura vegetal promedio de las especies de plantas...Cont.**Table 1.** Average vegetal cover of plant species...Cont.

ESPECIES	BF	PF	CP	PD	CC (%)
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	0	0	0	0.3	0.30
<i>Calophyllum inophyllum</i> L.	0	0	0	0.27	0.23
<i>Ipomoea imperati</i> Griseb.	0	0.12	0.02	0	0.29
<i>Vigna marina</i> (Burm) Merrill	0	0	0.13	0.003	0.14
<i>Citharexylum ellipticum</i> Sessé & Moc.	0	0	0	0.24	0.14
<i>Stachytarpheta jamaicensis</i> (L.) Vahl.	0	0	0	0.12	0.13
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Moc.et Sessé)	0	0	0	0.18	0.10
<i>Ipomoea stolonifera</i> (Cyril.) Gmel.	0	0	0.06	0	0.08
<i>Vigna luteola</i> (Jack.) Benth.	0	0	0	0.07	0.07
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Richt.	0	0	0	0.14	0.07
<i>Chamaesyce hirta</i> (L.) Millsp.	0	0	0	0.13	0.07
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	0	0	0	0.095	0.05
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn	0	0	0	0.07	0.04

El ordenamiento espacial entre zonas biotopográficas mostró que las zonas contiguas en el gradiente estuvieron más relacionadas entre sí (**Fig. 2**). La base frontal se mostró asociada al incremento del pH y a la mayor concentración de fósforo, cloruro de potasio y sodio. En cambio, la pendiente frontal y la cara posterior estuvieron más asociadas a la mayor concentración de magnesio y calcio, mientras que la postduna lo estuvo con la mayor concentración de materia orgánica y potasio (**Fig. 2**, **Tabla 2**).

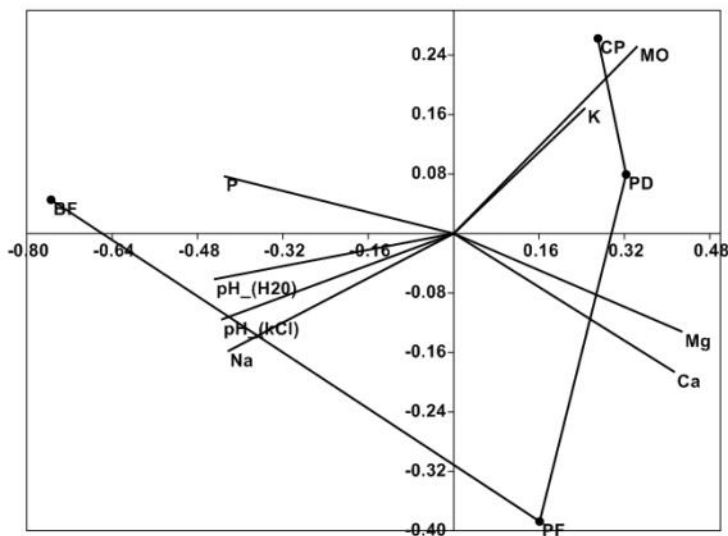


Figura 2. Asociación entre zonas topográficas y variables ambientales, según análisis NMDS con coeficiente de Bray-Curtis. Zonas conectadas por un árbol de expansión mínima. Stress= 0. R^2 con el primer eje= 96.7%. Base Frontal (BF), Pendiente Frontal (PF), Cara Posterior (CP), Postduna (PD).

Figure 2. Association between biotopographic zones and environmental variables, according to NMDS analysis with Bray-Curtis coefficient. The zones are connecting by a minimum spanning tree. Stress= 0. R^2 with first

axis = 96.7%. (BF), Frontal Basis, (PF), Frontal Slope, (CP), Posterior side, (PD), Postdune.

Tabla 2. Valores promedio de las variables ambientales entre zonas biotopográficas. M. O. Materia orgánica. Base Frontal (BF), Pendiente Frontal (PF), Cara Posterior (CP), Postduna (PD).

Table 2. Average values of environmental variables among biotopographic zones. M. O. Organic matter. Frontal Base (BF), Frontal Slope (PF), Posterior Side (CP), Postdune (PD).

Variables	BF	PF	CP	PD
pH (H2O)	10	9.1	8.8	8.9
pH (kCl)	9.3	9	8.8	8.8
P	0.0078	0.0004	0.0005	0.002
Ca	0.11	1.1	0.75	0.87
Mg	0.016	0.063	0.055	0.053
Na	0.066	0.039	0.015	0.012
K	0.002	0.002	0.003	0.006
M.O	0.34	0.37	0.49	0.54

La riqueza de especies, así como la entropía, el número efectivo de especies y la equitabilidad del ensamble se incrementaron desde la base frontal hasta la postduna (**Tabla 3**). De manera específica, la riqueza de especies se incrementó, desde tres especies en la base frontal de la duna, hasta 47 especies en la postduna. En el mismo sentido, el número efectivo de especies se incrementó (desde 1.3 hasta 37.1). Estos valores representaron un aumento de la equitabilidad desde 45.0% hasta 79.0%. Los incrementos de riqueza de especies resultaron significativos entre cada par contiguo de zonas, al igual que la equitabilidad, excepto entre la base frontal y la pendiente frontal, que mostraron una equitabilidad semejante.

Tabla 3. Riqueza de especies (S), heterogeneidad (H) y equitabilidad (e^H/S) entre zonas biotopográficas. Probabilidad de aceptación de hipótesis nula por permutaciones (ppe). (BF), Base Frontal, (PF), Pendiente Frontal, (CP), Cara Posterior, (PD), Postduna.

Table 3. Species richness (S), heterogeneity (H) and equitability (e^H/S) among biotopographic zones. Probability of null hypothesis acceptance by permutations (ppe). (BF), Frontal Base, (PF), Frontal Slope, (CP), Posterior Side, (PD), Postdune.

Zonas biotopográficas	S	H	e^H	e^H/S
BF	3	0.26	1.3	0.45
PF	13	1.76	5.8	0.45
CP	29	2.84	17.1	0.59
PD	47	3.61	37.1	0.79
BF-PF (ppe)	0.001			1.00
PF-CP (ppe)	0.001			0.74
CP-PD (ppe)	0.001			0.01

La variación en composición florística o diversidad β total promedio entre los pares de zonas biotopográfica resultó elevada, sobre todo en la transición desde la base de la duna hacia la pendiente frontal. El componente de la diversidad beta que más aportó al cambio total entre cada par de zonas fue el de diferencia de riqueza de especies (**Tabla 4**).

Tabla 4. Proporciones de diversidad beta total (B_{to}), y de los componentes de reemplazo (B_{re}) y diferencia de riqueza de especies (B_{ri}) entre zonas biotopográficas. (BF), Base Frontal, (PF), Pendiente Frontal, (CP), Cara Posterior, (PD), Postduna.

Table 4. Proportions of total beta diversity (B_{to}), and the components of replacement (B_{re}) and difference in species richness (B_{ri}) among biotopographic zones. (BF), Frontal Base, (PF), Frontal Slope, (CP), Posterior Side, (PD), Postdune.

Zonas	B_{to} (%)	B_{re} (%)	B_{ri} (%)
BF-PF	85.7	16.7	83.3
PF-CP	60.0	11.0	89.0
CP-PD	56.6	40.0	60.0

La distribución de la composición de especies de plantas entre zonas, así como la distribución de la cobertura vegetal, mostró un patrón anidado significativo (**Tabla 5**). Este patrón resalta al observar que solo 15% de las especies (ocho especies) del sistema estudiado se apartó

de un anidamiento perfecto. Estas especies fueron las siguientes *Uniola paniculata* (2), *Casuarina equisetifolia* (1), *Cocos nucifera* (1), *Dichanthium caricosum* (1), *Ipomea imperati* (1), *Ipomea stolonifera* (1), *Paspalum distachyon* (1) y *Portulaca oleracea* (1). La cifra entre paréntesis indica el valor del desvío, según el índice NODF. La ubicación de estas especies en el sistema dunar se muestra en la **Tabla 1**.

Tabla 5. Valores observados y simulados del coeficiente NODF. Las tres primeras filas se refieren a la matriz de presencia-ausencia y las tres últimas filas a la matriz de cobertura vegetal por zonas. SES Efecto de Tamaño Estandarizado. Signo negativo indica patrón anidado. Liminf: límite inferior del intervalo de confianza de los valores observados. Limsup: Límite superior del intervalo de confianza de los valores observados.

Table 5. Observed and simulated values of NODF coefficient. The three first rows indicate presence-absent matrix, and the three last rows indicate plant coverage matrix. SES: standardized size effect. Negative sign points to nestedness. Liminf: lower confidence interval and Limsup: upper confidence interval of observed values.

Índice NODF	NOD-Fobs	NODF-sim	SES	Liminf	Limsup
NODF matriz	53.2	56.1	-3.9	54.4	57.2
NODF zonas	66.8	72.1	-1.3	62.5	76.7
NODF especies	53.1	56.0	-3.9	54.3	57.1
NODF matriz	35.7	50.4	-3.3	41.9	59.5
NODF zonas	31.9	94.9	-15.2	86.1	102.7
NODF especies	35.7	50.3	-3.2	41.8	59.4

DISCUSIÓN

La mayoría de las especies que más aportan en cobertura al sistema presentan también su mayor valor de esta variable estructural en la cara posterior. Lo anterior resulta congruente con la mayor concentración de materia orgánica en esta zona. Todas las especies que se distribuyeron en, al menos, dos zonas biotopográficas, se encontraron también en la cara posterior de la duna. De igual modo, la mayoría de las especies presentaron sus mayores valores de cobertura en esta zona, la cual resulta la zona más conectada del sistema dunar, al compartir el mayor número de especies con el resto de las zonas (**Tabla 1**).

Artzy-Randrup y Stone (2012) exponen la relación existente entre conectividad y estabilidad en los sistemas biológicos, mientras que Luque *et al.* (2012) subrayan la importancia de identificar los elementos claves del paisaje que mantienen o restauran la conectividad del mismo. Con base en lo anterior, es posible considerar que la cara posterior es una zona clave en la dinámica y estabilidad de este paisaje dunar.

En el sistema estudiado se observan incrementos notables de riqueza y heterogeneidad a través de las zonas biotopográficas. De manera específica, la riqueza de especies se incrementa 15.7 veces a través del gradiente, desde solo tres especies en la base frontal de la duna, hasta 47 especies en la postduna. Un patrón espacial de riqueza de especies con estas características resulta típico de gradientes ambientales (Acosta *et al.*, 2009). Estos incrementos en riqueza y heterogeneidad ocurren en el sentido de la disminución del estrés ecológico y las perturbaciones ambientales (salinidad, viento y mar) con la distancia desde la costa. Este patrón resulta usual en ecosistemas de dunas (Cicarelli *et al.*, 2012; An Zupo *et al.*, 2014).

Los componentes de reemplazo y de diferencia en riqueza de especies de la diversidad beta, suelen ocurrir en proporción diferente a través de gradientes ecológicos (Carvalho *et al.*, 2012). Esta generalización es coincidente con los resultados obtenidos, donde el componente de diversidad beta más importante es la diferencia de riqueza de especies entre zonas topográficas

La magnitud del cambio composicional, o diversidad beta, entre la base frontal y la pendiente frontal, es consecuencia de la pobreza en especies de la primera zona biotopográfica, mientras que el otro valor notable en el cambio, que ocurre entre la cara posterior y la postduna, es resultado del número de especies de esta última zona biotopográfica que no se encuentran en ninguna otra de las zonas restantes (42% del total, [Tabla 2](#)).

Calderón *et al.* (2013), aseveran que existen rasgos en la estructura de un paisaje que moldean la composición de especies entre sitios a lo largo de gradientes ambientales. Con relación a los sistemas de dunas, Moreno-Casasola y Vázquez (2006) exponen que los mismos se caracterizan por presentar heterogeneidad espacial inherente (zonas biotopográficas) y condiciones microambientales (influencia de la salinidad, viento, pH, contenido de sales y materia orgánica) cambiantes en espacios pequeños y contiguos. Según Torres *et al.* (2010), las diferencias topográficas, junto con las edáficas que las caracterizan, generan la heterogeneidad de las comunidades vegetales presentes en un paisaje dunar.

Las diferencias observadas en composición, valores de cobertura y exclusividad florística de los ensambles a lo largo del gradiente, sugieren que las zonas biotopográficas, en sí mismas, constituyen el rasgo estructural del paisaje que modela la diversidad beta del sistema.

Los cambios en composición de especies a través de gradientes ambientales se asocian a la existencia de patrones de distribución anidada (Almeida-Neto *et al.*, 2012), lo cual es observado en el sistema dunar estudiado. En este gradiente, las especies de las zonas con menos especies tienden a estar presentes también en otra, u otras, zonas del gradiente con mayor riqueza de especies. La estructura anidada bien definida de la vegetación se evidencia en cómo tan solo 15% de las especies presentes se apartan de la ubicación esperada en una situación perfectamente anidada. Con la excepción de *Paspalum distachyum*, observado en la base frontal, el resto de las plantas que se apartaron de un patrón anidado perfecto estuvieron ausentes en la postduna.

Un sistema anidado puede ser consecuencia del llamado “muestreo pasivo” (Ulrich *et al.*, 2009). Esta configuración ocurre cuando los hábitats tienden a ser ocupados por las especies más abundantes o comunes, las cuales exhiben mayores probabilidades de colonizar más hábitats que los que ocuparían especies con densidades bajas o menos frecuentes. En el presente sistema de dunas se observa un patrón similar, donde las especies que más contribuyen en cobertura tienden a estar presentes también en la mayor parte de las zonas biotopográficas.

Álvarez y Ricardo (2009) identifican 112 especies de plantas en el sistema de dunas a lo largo de 11 km entre Playa El Mégano y el río Guanabo, al este de La Habana. Esta área incluye al sistema del presente estudio, cuya flora representa 48% de la riqueza de especies observada por los autores mencionados, aunque solo abarca alrededor de 13% de esa línea de costa. Sobre esta base, es posible afirmar que la zona estudiada es representativa de la flora litoral de Playas del Este de La Habana.

CONCLUSIONES

La vegetación del área estudiada de Playas del Este de La Habana se encuentra estructurada en un gradiente bien delimitado de zonas biotopográficas, donde la riqueza de especies y la diversidad se incrementan de manera notable desde la base frontal hacia la postduna. La cara posterior de las dunas resulta ser la zona de mayor conectividad del sistema y la composición de especies se distribuye de manera anidada a través del gradiente.

LITERATURA CITADA

- Acevedo-Rodríguez P, Strong MT. 2012.** *Catalogue of seed plants of the West Indies*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C.
- Almeida-Neto M, Guimaraes P, Loyola R, Ulrich D. 2008.** A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*. 117: 1227-1239.
- Álvarez A, Ricardo N. 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.
- Álvarez A, Ricardo N. 2011.** Flora y vegetación de Playas del Este. Ciudad de La Habana, Cuba II. La vegetación de las dunas. *Acta Botánica Cubana*. 210: 35-44.
- An Zuo X, Wang S, Zhao XY, Lian J. 2014.** Scale dependence of plant species richness and vegetation-environment relationship along a gradient of dune stabilization in Horqin Sandy Land, Northern China. *Journal of Arid Land*. 6: 334-342.
- Artzy-Randrup Y, Stone L. 2012.** Connectivity, cycles, and persistence. Thresholds in metapopulation networks. *PLoS Computational Biology*. 6: 130-141.
- Calderón JM, Moreno C, Zuria I. 2013.** La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 879-891.
- Carvalho JC, Cardoso P, Gómez P. 2012.** Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*. 21: 760-771.
- Carvalho JC, Cardoso P, Borges P, Schmera D, Podani J. 2013.** Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.
- Cicarelli D, Bacaro G, Chiarucci A. 2013.** Coastline dune vegetation dynamics: evidence of no stability. *Folia Geobotanica*. 47: 263-270.
- De Luca E, Novelli C, Barbato F, Menegoni P, Lannetta M, Nascetti C. 2011.** Coastal dune system and disturbance factors: monitoring and analysis in Central Italy. *Environmental Monitoring Assessment*. 83: 437-450.
- Gotelli NJ, Chao A. 2013.** Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. En: Levin A. (ed), *The Encyclopedia of Biodiversity*, 195-211, 2nd Edition, Vol. 5 Academic Press, MA USA.
- Hammer O. 2012.** *PAST: Paleontological statistics version 2.17. Reference Manual*. Natural History Museum. University of Oslo. Henderson PA. 2003. *Practical methods in ecology*. Blackwell Publishing.
- Jost L. 2006.** Entropy and diversity. *Oikos*. 113: 363-375.
- Jost L. 2007.** Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*. 88: 2427-2439.
- Moberg F, Schultz M. 2013.** *What is resilience? An introduction to social-ecological research*. Stockholm Resilience Centre. Stockholm University.
- Moreno-Casasola P. 2004.** Las playas y las dunas del golfo de México. Una visión de la situación actual. En: *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Instituto Nacional de Ecología INE-SEMANART.
- Moreno-Casasola P, Vázquez G. 2006.** Las comunidades de las dunas. En: Moreno-Casasola P (ed), *Entornos veracruzanos: la costa de la Mancha*. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.
- Torres W, Méndez M, Dorantes A, Durán R. 2010.** Estructura, composición y diversidad del matorral de duna costera en el litoral yucateco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 86: 110-123.
- Ulrich W, Almeida-Neto M. 2012.** On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography*. 35: 1-7.
- Ulrich W. 2008.** NESTEDNESS— a FORTRAN program for nestedness analysis Version 2.0 Werner Ulrich Nicolaus Copernicus University in Toruń. Department of Animal Ecology Gagarina 9, 87-100 Toruń; Poland e-mail: ulrichw@umk.pl.
- Ulrich W. 2010.** NODF— a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0 Werner Ulrich Nicolaus Copernicus University in Toruń. Department of Animal Ecology.
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli J. 2009.** A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*. 118: 3-17.
- Veech JA, Crist TO. 2010.** The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Ecology*. 91: 1988-1992.