



Red de interacción ecológica insectos-plantas en Playas del Este, La Habana, Cuba

Insects-plants ecological interaction network in Playas del Este, La Habana, Cuba

Jorge Luis Fontenla*, Yanni Fontenla, Zehnia Cuervo y Alberto Álvarez de Zayas

RESUMEN

El análisis de redes de interacción ecológica constituye una herramienta fundamental para el conocimiento sobre la estructura, dinámica, estabilidad y funcionalidad de los ensamblajes en los ecosistemas. Los ambientes costeros representan paisajes dinámicos y vulnerables por la acción de perturbaciones climáticas y de origen humano. Se estudió un ecosistema de playas y dunas, caracterizado por complejo de vegetación de costa arenosa, presencia de urbanizaciones diversas y gran afluencia de público. Se construyó en el transcurso de cuatro años una matriz de insectos y la intensidad de sus visitas a las plantas con flores en un sector de Playas del Este, La Habana. Se obtuvo una red de interacciones bipartitas con dos especies de abejas, 33 especies de mariposas y 20 especies de plantas. La conectividad de la red fue de 151 y la intensidad de 1311. Las especies núcleos de insectos fueron *Apis mellifera*, *Xylocopa cubaecola*, *Cymaenes tripunctus*, *Leptotes cassius*, *Nathalis iole* y *Urbanus proteus*, y las especies núcleos de plantas fueron *Bidens alba*, *Spilanthes urens* y *Canavalia rosea*. Se determinaron cuatro módulos con las especies núcleos de plantas segregadas entre los mismos. La conectividad entre módulos fue relativamente elevada. La red mostró estructura anidada significativa y un índice de especialización reducido. La superposición entre insectos y plantas fue baja, pero superior a lo esperado, consistente con la estructura anidada de la red. No obstante el tipo de ambiente y la presencia de urbanizaciones, se obtuvo una red de interacciones robusta y ordenada con prevalencia de redundancia sobre complementariedad.

Palabras clave: abejas, anidamiento ecológico, mariposas, modularidad, red bipartita

ABSTRACT

The analysis of ecological interactions networks constitutes a powerful tool for the understanding about structure, dynamic, stability, and functionality of assemblages in their ecosystems. Coastal ecosystems are dynamic and vulnerable landscaped exposed to climatic and man-made perturbations. It is studied and ecosystem of sandy beaches and dunes, characterized by a sandy coastal vegetation complex, a diverse array of urbanizations and great number of visitors. Over four years, it was constructed a matrix of insects and their intensity of visits to flowering plants in a sector of Playas del Este, La Habana. It was obtained a bipartite network with two bees species, 33 butterfly species and 20 plant species. Network connectivity was 151 and intensity was 1311. Insect core species were *Apis mellifera*, *Xylocopa cubaecola*, *Cymaenes tripunctus*, *Leptotes cassius*, *Nathalis iole* and *Urbanus proteus*, and plant core species were *Bidens alba*, *Spilanthes urens* and *Canavalia rosea*. There were detected four modules, with plant core species segregated among them. Connectivity among modules was relatively high. Network showed significant nested structure and a reduced specialization index. Overlap among insects and plant was low, but higher than expected, which is consistent with nested structure of the network. No matter the kind of environment and the presence of urbanizations, it was obtained a robust and ordered ecological network, more redundant than complementary.

Key words: bees, bipartite network, butterflies, ecological nestedness, modularity

INTRODUCCIÓN

La “Evaluación de los Ecosistemas del Milenio” (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) precisa que los sistemas ecológicos naturales suministran servicios generales de aprovisionamiento (producción de alimentos y agua), regulatorios (control del clima y enfermedades), sustentación

(ciclos de nutrientes y polinización) y culturales (beneficios espirituales y recreacionales). Las urbanizaciones reducen estos servicios ecosistémicos, al homogenizar el ambiente físico, además de suscitar fragmentación y degradación de hábitats, junto con el declive correspondiente de la diversidad biológica (Gandhi y Kumar, 2015). No obstante estos impactos negativos, se considera de gran importancia la conservación de

*Autor para Correspondencia:
fontenla@ecologia.cu

Instituto de Ecología y Sistemática,
Ministerio de Ciencia, Tecnología
y Medio Ambiente, Carretera
de Varona 11835 e/ Oriente y
Lindero, Boyeros, La Habana 19,
C.P. 11900, Cuba.

Recibido: 09/04/2019

Aceptado: 15/10/2019

Jorge Luis Fontenla
<http://orcid.org/0000-0001-5259-0039>

Yanni Fontenla
<http://orcid.org/0000-0002-4740-872X>

la diversidad biológica urbana en sentido general (Dearbon y Kark, 2009).

Ciertas áreas urbanas posibilitan incrementos de heterogeneidad ambiental a escalas espaciales muy pequeñas (Olivier *et al.*, 2015) y se aceptan como espacios potenciales para conservar y promover diversidad biológica (Busse *et al.*, 2013; Hernández *et al.*, 2014). Por consiguiente, es necesario aumentar el conocimiento sobre la distribución y estado de los organismos en tales remanentes ecológicos (Beninde *et al.*, 2015). Incluso, fragmentos relativamente pequeños de estos hábitats poseen valor, tanto para la conservación de la diversidad biológica, como para la prestación de servicios ecosistémicos (Fletcher *et al.*, 2018).

De manera particular, los sistemas costeros suministran servicios ecológicos significativos, tales como estabilización de sedimentos, generación de dunas y, gracias a las mismas, protección de los hábitats adyacentes contra la fuerza del viento y las olas (Landry *et al.*, 2014). Por otra parte, resultan vulnerables a perturbaciones naturales y antropogénicas. De hecho, es factible verificar que numerosos sistemas ecológicos costeros se encuentran inmersos en matrices de paisajes urbanos donde existen viales, construcciones para el turismo y áreas residenciales permanentes.

Las áreas urbanizadas representan sistemas ecológicos con estructuras y dinámicas insuficientemente comprendidas. En estos espacios, la polinización materializa un servicio ecosistémico clave que contribuye a la salud ecológica de las ciudades (Mukherjee *et al.*, 2018). De igual modo, constituye un servicio “sombrija” que influye en la funcionalidad global del ecosistema (Lucas *et al.*, 2018). En la conservación de la diversidad y funcionalidad ecológica de áreas urbanas es fundamental la determinación de las especies de plantas más utilizadas como fuentes nutricionales, así como sus patrones de interacción con ensamblajes de mariposas (Mukherjee *et al.*, 2018) u otros organismos. Estas relaciones bipartitas juegan un papel básico en la preservación de la estabilidad y persistencia de la diversidad biológica en ambientes locales (Martínez-Adriano *et al.*, 2018).

Los análisis de redes de interacción ecológica se establecen como una herramienta poderosa para la comprensión de la dinámica de los ecosistemas (Brosi *et al.*, 2017; Delmas *et al.*, 2018), su diversidad, estabilidad, funcionamiento (Cuatrecasas-Hernández y Medel, 2015; Chacoff *et al.*, 2018; Mukherjee *et al.*, 2018) y robustez ante cambios y perturbaciones (Dehling, 2018). Para la preservación de servicios ecosistémicos, resulta importante discernir cómo la complejidad de un ecosistema se

encuentra relacionada con sus redes de interacción, las cuales contribuyen al suministro estable de tales servicios (Landi *et al.*, 2018).

Las redes ecológicas bipartitas exhiben tres propiedades estructurales básicas: conectancia, modularidad y anidamiento o encajamiento. La conectancia significa una medida de la cohesión de la red (Bkuthgen *et al.*, 2008), un descriptor clave (Delmas *et al.*, 2018), el cual determina la proporción de la red que se encuentra conectada, en relación con el número de conexiones totales posibles entre sus componentes (Landi *et al.*, 2018). Un valor elevado de conectancia indica que la estructura de la red tiene propiedades redundantes, al interaccionar cualquier especie con una cantidad importante de los otros organismos de la red. Con tal configuración, si una especie es removida del sistema, desencadenará un impacto negativo menor en la estructura y, con probabilidad, en la función de la red (Dormann *et al.*, 2009).

La conectancia es siempre un valor observado en el transcurso de un estudio, porque no es posible conocer todas las conexiones reales que pudiera tener una red ecológica bipartita, sobre todo las integradas por una cantidad grande de organismos (Jordano, 2016). Por otra parte, no se debe asumir que todas las conexiones (filas X columnas) de una red sean posibles de realizarse (Dehling, 2018).

La modularidad representa agrupamientos dentro de una red. Un módulo desarrolla la mayoría de sus conexiones con los nodos (especies) del módulo, pero pocas conexiones con nodos en módulos diferentes (Walker *et al.*, 2017). Las especies dentro de los módulos suelen estar muy conectadas entre sí (Dehling, 2018). Esta configuración estructural puede disminuir la pérdida de diversidad biológica ante perturbaciones, las cuales se expandirían con mayor lentitud a través de los módulos (Dupont y Olesen, 2009). La ausencia de modularidad puede causar desestabilización notable de las redes ecológicas (Grilli *et al.*, 2016). En sentido general, la detección de módulos permite simplificar la descripción y comprensión de los sistemas ecológicos, al destacar componentes claves de los mismos (Dormann y Strauss, 2014).

La mayoría de las redes de polinización exhiben estructuras anidadas o encajadas de manera significativa, sobre todo las que tienen más componentes (Joppa *et al.*, 2010; Song *et al.*, 2017; Bell *et al.*, 2017). En una red bipartita anidada, los insectos con menos conexiones en la red tienden a coincidir en las mismas plantas con especies de insectos más conectadas, que con otras especies menos conectadas dentro de la red. Del mismo modo, las plantas menos visitadas tienden a tener los mismos

visitantes de las plantas más visitadas. Por su parte, las especies con más conexiones coinciden de manera indistinta con especies con muchas o pocas conexiones. Una configuración anidada perfecta ocurre cuando filas y columnas de la matriz de insectos-plantas subyacente de la red están ordenadas por un número decreciente de conexiones, y cada fila es un subconjunto de la fila que le precede, excepto la primera, que las subsume o encaja a todas (Landi *et al.*, 2018).

Una estructura anidada significa que existen muy pocas o ninguna interacción específica (Delmas *et al.*, 2018). Con esta ordenación, las especies con pocas interacciones presentan conexiones con el núcleo de la red. Dicho núcleo lo integran especies generalistas (muy conectadas) que interactúan tanto con generalistas o con especialistas (poco conectadas) del otro nivel trófico (Dehling, 2018). Los términos “generalistas” y “especialistas” son relativos, sobre todo este último. Por fuerza, una especie poco abundante va a incidir en la red sobre uno o muy pocos recursos sin que por ello sea, necesariamente, especialista trófico.

Una propiedad resultante de la estructura anidada es constituir una configuración asimétrica de conexiones. La asimetría proporciona redundancia funcional a la red. Así, de perderse componentes de la misma, las consecuencias para la cohesión de la red se minimizan (Elle *et al.*, 2012; Bell *et al.*, 2017; Song *et al.*, 2017). El anidamiento se asocia también de manera positiva con la preservación de estabilidad, persistencia y robustez de la red (Zhang y He, 2017; Ings y Hawes, 2018; Dehling, 2018), al incrementar las posibilidades de coexistencia de las especies (Song *et al.*, 2017). Por el contrario, interacciones simétricas, carentes de anidamiento, no son redundantes, y podrían desaparecer ante perturbaciones, al implicar dependencia elevada entre los niveles tróficos de la red (Landi *et al.*, 2018).

Las abejas constituyen el grupo primario de polinizadores, el cual interviene en la polinización de 87.5% de las plantas con flores a nivel mundial (Elle *et al.*, 2012). De manera particular, *Apis mellifera* es la especie principal en la polinización de cultivos (Valido *et al.*, 2018), aunque se considera también el visitador floral más frecuente en hábitats naturales (Hung *et al.*, 2018). Otros grupos de polinizadores, como es el caso de las mariposas, pueden contribuir a la mayor robustez de ese servicio ecosistémico ante cambios en el uso de la tierra o declive de poblaciones de abejas (Rader *et al.*, 2016). De manera similar, las mariposas ofrecen un servicio de polinización relevante en los ambientes urbanos (Rámirez-Restrepo y MacGregor-Fors, 2016), si bien los estudios de redes de interacción en este grupo son escasos (Martínez-Adriano *et al.*, 2018).

Apis mellifera es la especie de abeja con mayor distribución mundial y fue introducida en Cuba desde 1774 (Bolufe *et al.*, 2014). Esta especie resulta común, tanto en ambientes urbanos como rurales, al igual que la abeja carpintera endémica, *Xylocopa cubaecola*, de amplia distribución geográfica y ecológica en el archipiélago cubano (Genaro, 2008). El objetivo de este estudio es determinar aspectos básicos de la estructura de la red de interacciones de las abejas mencionadas, mariposas y plantas, así como identificar sus especies núcleos o concentradoras en un ecosistema costero de playas arenosas. Este ecosistema se encuentra en un paisaje caracterizado por urbanizaciones de diferentes tipos y gran afluencia de público durante casi todo el año. El objetivo básico del presente estudio es conocer si redes de interacción ecológica en ambientes antropizados y frágiles son capaces de mantener una estructura funcional estable y robusta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreos

Las Playas del Este de La Habana se localizan en un tramo del litoral norte caracterizado por la presencia de costas y dunas arenosas a lo largo de 11 km, desde Playa Tarará hasta el Rincón de Guanabo, entre 16 km-26 km al este de la capital de Cuba. El paisaje se distingue por el complejo de vegetación de costa arenosa. La fisonomía de esta vegetación está configurada, en lo fundamental, por una red de plantas herbáceas rastreras de las especies *Canavalia rosea* e *Ipomea pes-caprae*, y Poáceas como *Panicum amarum* (Ricardo *et al.*, 2009; Álvarez y Ricardo, 2009; 2011; Ricardo y Cuervo, 2016).

De igual modo, resulta característico la presencia de arbustos de *Coccoloba uvifera* con patrón espacial parcheado o relativamente continuo, los cuales delimitan la cara posterior de la duna de los terrenos de postduna. Estos terrenos exhiben, desde urbanizaciones diversas, hasta fragmentos ecológicos que conservan pequeños humedales, manglares y diferentes tipos de asociaciones vegetales (Álvarez y Ricardo, 2011; Ricardo y Cuervo, 2016). Entre la vegetación espontánea de porte herbáceo se destacan por su abundancia y ubicuidad *Bidens alba* y *Spilanthes urens*, esta última sobre todo en áreas donde el suelo retiene mayor humedad.

El estudio se desarrolló entre septiembre de 2014 y julio de 2019 en las Playas de Santa María y Boca Ciega. Las áreas fueron las siguientes: 1. Tropicoco. 2. Hotel Atlántico-río Itabo. 3. Boca Ciega Itabo. 4. Boca Ciega Cancha. Las coordenadas entre Tropicoco y Boca Ciega Cancha fueron: 23° 10' 33.66" N, 82° 11' 14.09" W, y 23° 10' 15.88" N, 82° 09' 13.97" W. La distancia

entre ambos sitios fue de 3.4 km. El número de visitas en cada sitio osciló entre siete (sitio 2) y 26 (sitio 1). Las observaciones se realizaron mediante recorridos de aproximadamente 300 m por la cara posterior y la zona inmediata de postduna. En cada recorrido se anotaron la incidencia y frecuencia en las flores de las abejas *A. mellifera* y *X. cubaecola*, y de todas las mariposas observadas.

En el análisis de la información no se particularizaron los sitios. La distinción de sitios no tuvo otro objetivo sino el de abarcar un área representativa del paisaje, homogéneo en cuanto a la vegetación dominante y caracterizado por la presencia de urbanizaciones diversas en casi toda su extensión.

Análisis de datos

Se construyó una matriz de frecuencia de insectos en plantas con flores durante cuatro años. A partir de esta matriz, se elaboró un gráfico de interacciones bipartitas y se determinaron los descriptores de la red mencionados en lo que sigue, basados en Dormann *et al.* (2009), Delmas *et al.* (2018), Antoniazzi *et al.* (2018) y Landi *et al.* (2018).

Orden de la red ($S = A + P$), donde A es la riqueza de especies de insectos y P la de plantas. Asimetría de la red o proporción entre los grupos ($WA = A - P / A + P$). Valor positivo indica prevalencia de insectos. Tamaño de la red o conectividad: número de conexiones o vínculos de la red (L). Conectancia o proporción de conexiones observadas respecto del máximo posible para la red ($C = L / A \times P$). Densidad promedio de conexiones ($L_p = L / A \times P$), Intensidad total (m) es el número total de interacciones. Densidad de observaciones equivale $D = m / A \times P$.

Se determinó la fuerza de interacción asimétrica (ISA), como una medida de especialización de la red. Valores positivos indican mayor dependencia de los insectos por las plantas y negativos mayor dependencia de las plantas por los insectos. Se calculó el índice de especialización global de la red (H_2), representativo de la desviación del número observado de interacciones de cada especie respecto del número total de interacciones. Varía entre 0 (no especialización) y 1 (especialización máxima). Se obtuvo un valor de la robustez de la red, según simulación que determina la proporción de especies de insectos que deben ser removidas para que se extingan 50% de las especies de plantas y viceversa. Los descriptores mencionados se calcularon con el paquete Bipartite de R v3.5.1 (R Core Team, 2018).

El grado de una especie es el número de vínculos de un insecto (especies de plantas visitadas) o planta (especies de insectos visitantes). La intensidad I es el número total de visitas realizadas o recibidas. La importancia relativa de una especie

(IR) se determinó mediante $IR = [(PG + PI) / 2] \times 100$. PG es la proporción del grado de una especie y PI la proporción de la intensidad de una especie. La PG de un insecto equivale a su grado (G) sobre el número de especies de plantas y viceversa en el caso de las plantas. PI es la intensidad de una especie sobre la intensidad total de la red. Se consideraron especies núcleos o concentradoras de la red aquellos insectos o plantas cuyos valores de grado, intensidad e importancia relativa superaron el límite superior del intervalo de confianza en cada una de las variables. Los intervalos de confianza se calcularon mediante el método de percentil ajustado con 10 000 iteraciones de Bootstrapping, con el programa Past, 3.15 (Hammer, 2015).

Las correlaciones entre diferentes variables se estimaron por el coeficiente de correlación de Spearman. La probabilidad de que las variables no se encuentren correlacionadas se estimó mediante 10 000 permutaciones de Monte Carlo. La composición de especies de insectos y su intensidad entre especies núcleos de plantas se compararon mediante el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (Hammer, 2015).

La disimilitud múltiple de la composición de especies de insectos entre las especies núcleos de plantas se obtuvo mediante la expresión de disimilitud beta para unidades múltiples (Ensing y Pither, 2015). La expresión es la siguiente: $\beta_{io} = [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)] / [(\sum S_i - S_j) + [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)]]$, donde b es el número de especies presente solo en una especie núcleo, pero no en otra y c es el número de especies presente en la otra especie núcleo, pero no en la precedente. S_i es la riqueza de especies entre el conjunto de especies núcleos y S_j es la riqueza de especies de una especie núcleo.

El número de módulos, el coeficiente de modularidad, la composición de plantas de los módulos y sus insectos asociados se determinaron mediante el programa MODULAR (Marquitti *et al.*, 2014). Se utilizó la métrica Q de Newman, con el algoritmo híbrido de modularidad máxima partición espectral (spectral partitioning) + enfriamiento simulado (simulated annealing). Se efectuaron 1000 iteraciones de los dos modelos nulos implícitos en el programa, los cuales ofrecen las proporciones de redes teóricas con valor de modularidad superior al de la red original observada.

Se calculó, *a posteriori*, la modularidad realizada, que ofrece la proporción de interacciones conectando nodos (especies) dentro de módulos. Su expresión es: $Q'_R = [(2 \times W) / L] - 1$. W es el número de conexiones dentro de los módulos y L es el número total de conexiones de la red. El índice toma valor 1 cuando los módulos están desconectados los unos de los otros

y valores negativos si existen más interacciones entre módulos que dentro de ellos, lo cual significa que no existe una partición o segregación relevante en la red (Poisot, 2013; Delmas *et al.*, 2018).

La diferenciación relativa (DR) o nivel de no superposición de la composición de insectos entre módulos se determinó por el complemento del índice de superposición C_{qN} (Toumisto, 2010; Chao *et al.*, 2012). De modo que $DR = 1 - C_{qN}$ y $C_{qN} = (1/\beta) - (1/N) / (1 - 1/N)$, donde β equivale a γ/α . Gamma es la riqueza total de insectos de la red y alfa la riqueza promedio de insectos entre módulos. N es el número de módulos.

El anidamiento se calculó basado en la temperatura de la matriz y en el índice NODF. La temperatura constituye una medida inversa de la simetría de la distribución de ausencias y presencias no esperadas en una matriz en ambos lados del límite de la línea diagonal de anidamiento perfecto. Si $T = 0$ existe un anidamiento perfecto, significa una matriz “fría”, muy ordenada en una configuración anidada o encajada. Si $T = 1$, no existe anidamiento. El anidamiento absoluto se estimó mediante $T^\circ = 100 - T/100$. (Almeida-Neto *et al.*, 2007).

El índice NODF computa la superposición entre pares de especies y llenado decreciente de las mismas a través de la matriz (Ulrich, 2010). El índice se calculó para presencias-ausencias e intensidad. Se utilizó el algoritmo *rc* (1000 aleatorizaciones), el cual asigna especies de manera proporcional a las intensidades totales de filas y columnas. En añadidura, se calculó un índice de efecto de tamaño estandarizado (SES), expresado en unidades de desviación estándar del modelo nulo, lo cual ofrece una medida de la intensidad del anidamiento. Valores negativos indican anidamiento significativo si $SES \geq -2.0$. Este índice asume distribución normal de los datos. Por consiguiente, la significación estadística se infirió mediante los intervalos de

confianza de las 1000 simulaciones, donde el valor de NODF observado debe ser menor que el del límite inferior del intervalo (Ulrich y Almeida-Neto, 2012).

La superposición de las visitas de insectos en las plantas y la superposición de las plantas por los visitantes se calculó mediante el programa *EcoSim* (Gotelli y Entsminger, 2007). La opción utilizada fue el índice de Pianka, con la amplitud del uso del recurso fija, el estado del recurso equiprobable y los valores ceros aleatorizados. Se utilizaron 1000 aleatorizaciones. La significación estadística se obtuvo por la probabilidad de error de que el valor observado sea mayor, igual o menor que el promedio simulado, así como por el valor del índice SES.

RESULTADOS

Se obtuvo una red bipartita de orden 55, desglosado en 35 especies de insectos y 20 especies de plantas (**Anexo 1; Fig. 1**). La asimetría de la red fue 0.27 a favor de los insectos. El tamaño de la red fue de 151 conexiones, las cuales representaron 0.22 de conectancia. La intensidad total fue de 1311 interacciones. El número promedio de conexiones por especie de la red fue 2.7 y la intensidad promedio de 23.8 conexiones. La densidad promedio de vínculos para cualquier componente de la red resultó 1.9 interacciones. La fuerza de interacción asimétrica fue reducida y positiva ($ISA = 0.076$), lo que indica una mayor dependencia, aunque no intensa, de los insectos por las plantas. Por grupos de la red, el promedio de conexiones de los insectos fue de 4.3 plantas con 37.5 de intensidad, mientras que el promedio de conexiones por plantas fue de 7.6 insectos y 65.4 de intensidad.

El grado en insectos varió entre uno y 12 conexiones, equivalente esto último a 60.0% de un máximo posible de 20 vínculos. En las plantas, el grado varió entre uno y 29, que

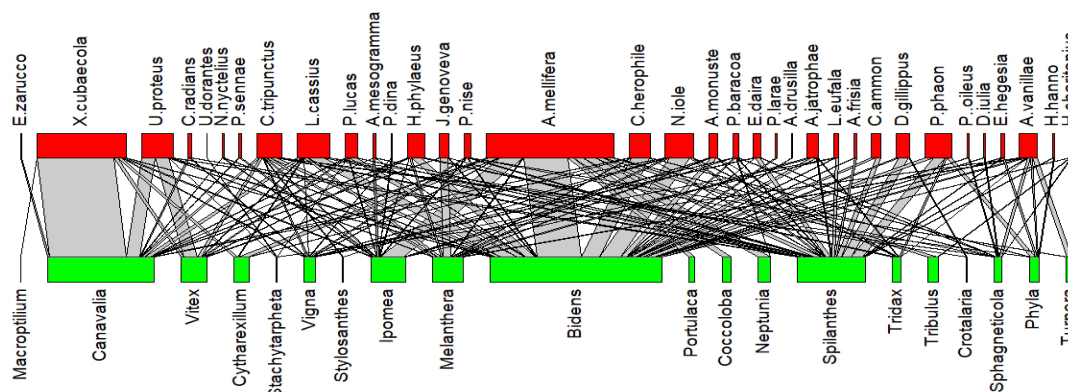


Figura 1. Red bipartita de insectos (nodos rojos)-plantas (nodos verdes) en Playas del Este. Líneas indican conexiones y su grosor la intensidad de las mismas. Tamaño de los nodos relacionado con la cantidad e intensidad de conexiones.

Figure 1. Bipartite network of insects (red nodes)-plants (green nodes) in Playas del Este. Lines indicate connections and their thickness their intensity. Node size related to connection number and intensity.

representan 83.0% de las 35 conexiones posibles para una especie de planta. La intensidad en los insectos fluctuó entre uno y 311 (24.0% del total posible) y en las plantas entre uno y 418 (32.0% del total). No existieron diferencias significativas entre la variación de los promedios de grado, intensidad e importancia relativa entre ambos grupos de la red (**Tabla 1**).

El insecto con mayor importancia relativa, intensidad y grado fue *Apis mellifera* (41.9%), seguida por la mariposa *Cymaenes tripunctus* (27.4%) y la abeja carpintera *Xylocopa cubaecola* (25.8%). Las especies de insectos que mostraron valores por encima del intervalo de confianza en esas tres variables fueron *Apis mellifera*, *Xylocopa cubaecola*, *Cymaenes tripunctus*, *Leptotes cassius*, *Nathalis iole* y *Urbanus proteus*. Estos insectos constituyen las especies núcleos de su grupo en la red (**Tabla 2**).

Por su parte, las plantas con mayor importancia relativa fueron *Bidens alba* (58.6%), *Spilanthus urens* (40.1%) y *Canavalia rosea* (30.4%). Estas fueron también las especies por encima de los intervalos de confianza en grado e intensidad, y así cada una constituye una especie núcleo. Otra planta que debe destacarse es *Ipomea pes-caprae*, en la cual incidieron 13 especies de insectos con 86 visitas, la mayor parte correspondientes a *Apis mellifera* (**Tabla 3**).

Los insectos y plantas que tuvieron más conexiones en la red exhibieron también, como tendencia, mayor cantidad de

interacciones, al estar correlacionadas de manera significativa el grado y la intensidad, tanto para los insectos ($r_s = 0.87$, $P = 0.0001$), como para las plantas ($r_s = 0.76$, $P = 0.0004$). De igual modo, la importancia relativa se relacionó de manera significativa con el grado y la intensidad en insectos ($r_s = 0.96$, $P = 0.0001$; $r_s = 0.90$, $P = 0.0001$) y en plantas ($r_s = 0.98$, $P = 0.0001$; $r_s = 0.82$, $P = 0.0001$), respectivamente, aunque la tendencia fue más intensa en relación con el grado en ambos grupos.

Ocho especies de insectos fueron comunes a los tres núcleos de plantas, cifra que representa sólo 24.2% del total de las 33 especies que incidieron en el conjunto de núcleos. La disimilitud entre los tres núcleos resultó elevada ($\beta = 63.4\%$), lo que evidencia conectividad reducida entre los mismos. En estos núcleos incidieron de manera conjunta 94.3% de las especies de insectos, 43.7% de las conexiones de la red y 64.1% de su intensidad total.

En particular, *Bidens alba* fue visitado por 83% de los insectos y concentró 32% de la intensidad total de la red. Los otros dos núcleos se comportaron en estas variables como sigue: *S. urens* (65.7%-12.6%) y *C. rosea* (40.0%-19.6%). Los insectos asociados con mayor intensidad a *Bidens alba* fueron *Apis mellifera*, *Calisto herophile*, *Nathalis iole*, *Leptotes cassius* e *Hylephila phylaeus*. La asociación más intensa en *Spilanthus urens* se obtuvo con *Danaus gillippus* y *Phyciodes phaon*, mientras que en *Canavalia*

Tabla 1. Comportamiento del grado, intensidad e importancia relativa de los grupos de la red. Coeficiente de variación (CV). Intervalos de confianza entre paréntesis.

Table 1. Pattern of degree, intensity and relative importance of network groups. Coefficient of variation (CV). Confidence limits between parentheses.

Variables	Insectos	Plantas
Grado		
Mínimo	1	1
Máximo	12	29
Promedio	4.3 (3.4, 5.1)	7.6 (4.5, 10.8)
CV	61.5 (48.3, 75.9)	100.7 (75.4, 137.3)
Intensidad		
Mínima	1	1
Máxima	311	418
Promedio	37.5 (18.9, 57.5)	65.4 (25.1, 111.7)
CV	166.4 (104.0, 214.7)	158.9 (118.7, 235.6)
Importancia Relativa		
Mínima	2.4	1.5
Máxima	41.9	58.6
Promedio	11.9 (9.6, 14.7)	13.8 (7.8, 20.5)
CV	68.1 (50.1, 85.1)	109.7 (82.4, 150.4)

Fontenla *et al.*: Red de interacción ecológica

Tabla 2. Especies de insectos y su grado total (GT), Intensidad total (IT) e importancia relativa (IR). Especies con * exhiben las tres variables con valores por encima del límite superior de los intervalos de confianza.

Table 2. Insect species and their total degree (GT), total intensity (IT) and relative importance (IR). Species with * exhibit the three variables with values above the upper limit of the confidence limits.

Especies	GT	IT	IR
<i>Apis mellifera</i> *	12	311	41.9
<i>Cymaenes tripunctus</i> *	10	62	27.4
<i>Xylocopa cubaecola</i> *	7	217	25.8
<i>Leptotes cassius</i> *	8	80	23.1
<i>Agraulis vanillae</i>	8	43	21.6
<i>Nathalis iole</i> *	7	70	20.2
<i>Urbanus proteus</i> *	6	77	17.9
<i>Calisto herophile</i>	6	50	16.9
<i>Hylephila phylaeus</i>	6	42	16.6
<i>Panoquina lucas</i>	6	31	16.2
<i>Pyrasis nise</i>	6	18	15.7
<i>Polites baracoa</i>	6	13	15.5
<i>Ascia monuste</i>	4	22	13.3
<i>Phyciodes phaon</i>	4	66	12.5
<i>Anartia jatrophae</i>	4	27	11.0
<i>Junonia genovera</i>	4	23	10.9
<i>Eurema daira</i>	4	17	10.6
<i>Lerodea eufala</i>	4	13	10.5
<i>Atalopedes mesogramma</i>	4	7	10.3
<i>Heliconius charitonia</i>	3	7	10.3
<i>Danaus gillippus</i>	3	34	8.8
<i>Choranthus radians</i>	3	9	7.8
<i>Euptoieta hegesia</i>	3	9	7.8
<i>Nyctelius myctelius</i>	2	4	7.7
<i>Cyclargus ammon</i>	2	23	5.9
<i>Phoebis sennae</i>	2	6	5.2
<i>Anthanassa frisia</i>	2	6	5.2
<i>Hemiargus banno</i>	2	5	5.2
<i>Pyrgus oilens</i>	2	4	5.2
<i>Dryas iulia</i>	2	4	5.2
<i>Pyrasis dina</i>	2	3	5.1
<i>Pyrasis laeae</i>	1	3	2.6
<i>Erynnis zarucco</i>	1	3	2.6
<i>Appias drusilla</i>	1	1	2.5
<i>Urbanus dorantes</i>	1	1	2.5

Tabla 3. Especies de plantas y su grado total (GT), Intensidad total (IT) e importancia relativa (IR). Especies con * exhiben las tres variables con valores por encima del límite superior de los intervalos de confianza.

Table 3. Plant species and their total degree (GT), total intensity (IT) and relative importance (IR). Species with * exhibit the three variables with values above the upper limit of the confidence limits.

Especies	GT	IT	IR
<i>Bidens alba</i> *	29	418	58.6
<i>Spilanthes urens</i> *	23	165	40.1
<i>Canavalia rosea</i> *	14	257	30.4
<i>Ipomea pes-caprae</i>	13	86	28.3
<i>Melanthera nivea</i>	11	73	19.0
<i>Vigna luteola</i>	11	27	17.2
<i>Shagneticola trilobata</i>	9	19	14.0
<i>Vitex trifolia</i>	7	64	12.7
<i>Phylla nodiflora</i>	6	25	9.8
<i>Tridax procumbens</i>	6	21	9.6
<i>Citarenzylum ellipticum</i>	4	36	7.3
<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	4	4	6.0
<i>Turnera ulmifolia</i>	3	14	4.9
<i>Neptunia plena</i>	2	31	4.1
<i>Tribulus cistoides</i>	2	26	3.9
<i>Stylosantes hamata</i>	2	3	3.1
<i>Portulacca oleracea</i>	1	15	2.0
<i>Coccoloba uvifera</i>	1	22	1.6
<i>Crotalaria retusa</i>	2	4	1.5
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	1	1	1.5

rosea las visitas más de mayor intensidad se observaron con *Xylocopa cubaecola* y *Urbanus proteus*. Por su parte, el núcleo de seis especies de insectos (17% del total de insectos) incidió en 19 de las 20 especies de plantas, realizó 33% de todos los vínculos y 62.0% del total de interacciones de la red, lo cual muestra su elevado nivel de conexión. A su vez, la mayor parte de sus interacciones (63.0%) se realizaron en las especies núcleos de plantas (**Anexo 1; Fig. 1**).

Entre los insectos que más incidieron en estas plantas, se observó una correlación positiva y significativa entre la intensidad de sus visitas a cada una y la proporción que esa intensidad representa del total de sus interacciones en la red (**Tabla 4**). Las proporciones de visitas de las especies de insectos entre núcleos difirieron de manera significativa ($K-W=6.4$, $P=0.04$), lo cual señala preferencia diferencial de estos insectos por las plantas mencionadas.

Fontenla *et al.*: Red de interacción ecológica

Tabla 4. Insectos con mayor intensidad absoluta o relativa en las plantas núcleos de la red. IP: proporción (%) de la intensidad del insecto respecto a la intensidad total de la planta. IT: proporción (%) de la intensidad del insecto en la planta respecto a su intensidad total en la red.

Table 4. Insects with major absolute intensity or relative importance in network core plants. IP: proportion (%) of insect intensity in relation to the plant total intensity. IT: proportion (%) of insect intensity on the plant in relation to its total intensity in the network.

Especies	Bidens alba		Spilanthus urens		Canavalia rosea	
	IP	IT	IP	IT	IP	IT
<i>Apis mellifera</i>	25.8	34.7	12.1	6.4	0	0
<i>Xylocopa cubaeola</i>	0.5	0.9	0	0	72.8	86.2
<i>Calisto herophile</i>	10.5	88	0.6	0.02	3.9	2
<i>Nathalis iole</i>	12	71.4	3.6	8.6	0.4	1.4
<i>Hylephila phyllaenus</i>	5.7	57.1	0	0	1.2	7.1
<i>Leptotes cassius</i>	9.1	47.5	8.5	17.5	5.1	16.3
<i>Phycodes phaon</i>	5	31.8	17.6	43.9	0	0
<i>Danaus gillippus</i>	1.9	23.5	13.9	67.6	0	0
<i>Urbanus proteus</i>	1.7	9.1	1.2	2.6	12.8	42.6
<i>Cymaenes tripunctus</i>	3.8	25.8	6.1	16.1	2.7	11.3
Correlación IP-IT	rs=0.85, P=0.002		rs=0.83, P=0.01		rs=0.89, P=0.01	

Se distinguieron cuatro módulos. El coeficiente de modularidad de la red fue 29.3%, que representó entre 30.0%-33.3% de la modularidad posible ofrecida por los modelos nulos. La composición de los módulos resultó como sigue. Módulo I: *Canavalia rosea*, *Ipomea pes-caprae*, *Macropodium atropurpureum*, *Stachytarpheta jamaicensis*, *Vitex trifolia*. Módulo II: *Spilanthus urens*, *Melanthera nivea*, *Citaxeryllum ellipticum*, *Phyla nodiflora*, *Tridax procumbens*, *Crotalaria retusa*. Módulo III. *Bidens alba*, *Tribulus cistoides*, *Neptunia plena*, *Sphagnetica trilobata*, *Turnera ulmifolia*, *Portulaca oleracea*, *Coccoloba uvifera*. Módulo IV. *Vigna luteola*, *Stylosanthes hamata*.

Cada módulo tuvo asociado un grupo de insectos que los distingue, destacándose la presencia e intensidad de las especies núcleos. Los tres módulos con más especies de plantas se encontraron asociados con 10-11 especies de insectos distintivos de cada uno, y el cuarto módulo por cinco especies. Las plantas núcleos pertenecieron a módulos diferentes y pueden considerarse también los núcleos de sus módulos. *Bidens alba* exhibió 76.7% de las interacciones de su módulo; *Canavalia rosea* 62.4%, y *Spilanthus urens* 51.0%, respectivamente. A su vez, el módulo de *Bidens alba* concentró la mayoría de las interacciones de la red (41.6%), seguido por el módulo de *Canavalia rosea* (31.4%) y el de *Spilanthus urens* (24.7%). El cuarto módulo, compuesto sólo por dos especies de plantas y cinco insectos distintivos, tuvo relevancia escasa en las interacciones de la red (2.4%) (Tabla 5).

Se observaron ocho especies de insectos (22.3% del total) comunes para los cuatro módulos, entre los que se encuentran

cinco de las seis especies núcleos. En sentido general, 26 especies de insectos (74.3% del total) intervinieron en la conectividad entre módulos. La conectancia de los mismos resultó elevada (62.3%) y la diferenciación relativa entre módulos exhibió un valor medio (50.3%). El índice de modularidad realizada obtuvo un valor reducido de 30.0%, lo cual indica conectividad entre módulos relativamente elevada. No obstante, la mayoría de los vínculos de los módulos (100 de 151 posibles) se desarrollaron dentro de los mismos.

La estructura de la red mostró un valor de temperatura inferior, de manera significativa, al esperado. Según este valor, el nivel absoluto de anidamiento de la red fue 86.4%. El índice NODF manifestó valores alejados de una distribución aleatoria, tanto para el grado como para la intensidad de la red, lo cual indica que la red presentó una estructura anidada significativa, con desviaciones notables del modelo nulo en cada caso (Tabla 6).

La superposición de visitas de los insectos a las plantas resultó baja, pero superior a lo esperado si la misma fuera resultado del azar. La superposición de las plantas con relación a sus visitantes florales resultó aún más baja, aunque superior también a lo esperado al azar con desviación notable de los valores nulos (Tabla 7). El nivel de especialización de la red puede considerarse moderadamente reducido ($H_2=0.41$). La robustez resultó elevada para insectos (79.0%) y plantas (76.0%), lo cual implica resistencia a la extinción por parte de ambos componentes de la red de interacciones.

Fontenla *et al.*: Red de interacción ecológica**Tabla 5.** Distribución e intensidad de las especies de insectos por módulos. Cifras con * indican las especies asociadas en particular a cada módulo según la asignación del programa MODULAR.**Table 5.** Distribution and intensity of insect species by modules. Numbers with * indicate the species associated in particular with each module, according to the assignment from MODULAR software.

Especies	I	II	III	IV	Especies	I	II	III	IV
<i>Apis mellifera</i>	62	45	201*	3	<i>Nyctelius nyctelius</i>	2*		2	
<i>Xylocopa cubaeicola</i>	202*	10	2	3	<i>Anartia jatrophae</i>		14*	13	
<i>Leptotes cassius</i>	15	26*	38	1	<i>Phyciodes phaon</i>		45*	21	
<i>Nathalis iole</i>	1	17	50*	2	<i>Euptoieta hegesia</i>		6*	3	
<i>Cymaenes tripunctus</i>	18	22	17	5*	<i>Danaus gillippus</i>		26*	8	
<i>Polites baracoa</i>	2	4	6*	1	<i>Pyrissitia dina</i>	1			2*
<i>Pyrissitia nise</i>	3	6	4*	5*	<i>Anthanasia frisia</i>		3	3*	
<i>Lerodea eufala</i>	1	8	3	1*	<i>Urbanus dorantes</i>	1*			
<i>Urbanus proteus</i>	67*	3	7		<i>Phoebis sennae</i>	6*			
<i>Ascia monuste</i>	3*	5	14		<i>Pyrissitia laeae</i>			3*	
<i>Eurema daira</i>		11	3*	3	<i>Appias drusilla</i>			1*	
<i>Agraulis vanillae</i>	1	14*	28		<i>Heliconius charitonia</i>			7*	
<i>Junonia genovera</i>	1	20*	2		<i>Erynnis zarucco</i>	3*			
<i>Calisto berophile</i>	1	5*	44*		<i>Hemiargus hanno</i>		5*		
<i>Hylephila phylaenus</i>	6*	12	24		<i>Pyrgus oilens</i>			4*	
<i>Atalopedes mesogramma</i>	4*	1	2		<i>Dryas iulia</i>			4*	
<i>Panoquina lucas</i>	9*	2	20		Total de insectos	22	25	29	11
<i>Choranthus radians</i>	3	2		4*	Intensidad	412	324	545	30
<i>Cyclargus ammon</i>		12*	11		Intensidad en la red (%)	31.4%	24.7%	41.6%	2.3%

Tabla 6. Valores observados y promedios simulados de temperatura, índice NODF de presencia-ausencia y NODF pesado por intensidad. IC: intervalos de confianza. SES: efecto de tamaño estandarizado. Signo negativo indica estructura anidada.**Table 6.** Observed values and simulated averages of temperature, NODF index of presence-absence and NODF weighting by intensity. IC: confidence limits. SES: standardized effect size. Negative sign indicates nested structure.

Variables	Temperatura	NODF	WNODF
Observado	13.6	53.5	30.1
Promedio Simulado	29.9	71.9	50.2
IC	22.5-36.9	65.6, 78.2	44.5, 55.8
SES	-4.5	-5.7	-6.8

DISCUSIÓN

La mayoría de redes bipartitas mutualistas muestran valores de conectancia entre 0.11 y 0.18, clasificados entre bajos y moderados, respectivamente (Landi *et al.*, 2018). La conectancia de la presente red (0.22) puede considerarse de moderadamente elevada, lo cual es un indicador positivo de la cohesión y estabilidad de sus relaciones. Otro indicador similar

Tabla 7. Valores observados y promedios simulados de superposición de visitas de insectos en las plantas y de visitantes por parte de las plantas. *P* indica probabilidad de error de que el valor observado sea menor o mayor que el promedio simulado. SES: efecto de tamaño estandarizado.**Table 7.** Observed values and simulated averages of overlap of insect visits on plants and plant overlap visitors. *P* indicate error probability that the observed value be less or higher than the simulated average. SES: standardized effect size

Superposición	Insectos	Plantas
Observado	38.6%	23.3%
Promedio simulado	11.9%	8.7%
<i>P</i> (observado ≤ simulado)	1.0	1.0
<i>P</i> (observado ≥ simulado)	0.0	0.0
SES	30.3	13.3

posible es que el coeficiente de variación entre el promedio de conexiones, intensidad e importancia relativa no difiere de manera significativa entre insectos y plantas.

El número de conexiones suele estar correlacionado con el número de interacciones (Goulson, 2003), patrón coincidente

con lo observado. La importancia relativa de los organismos en la red se relaciona también de manera significativa con la conectividad y la intensidad, sobre todo con la primera variable. Lo anterior significa que las especies con mayor conectividad tienden a ser de igual modo las que más interaccionan en la red, y ostentar así una importancia relativa superior en la estructura.

Valores elevados de conectividad identifican especies claves, importantes para la estructura y estabilidad de las redes (Martín *et al.*, 2010). Tal aseveración es aplicable a los valores de importancia relativa, integradores de la conectividad y la intensidad. Sobre esta base, es plausible determinar que las especies coincidentes por encima de los intervalos de confianza en estas tres variables, tanto en insectos como en plantas, identifiquen subconjuntos que podrían considerarse los núcleos o nodos concentradores de la red. Las especies de insectos de este núcleo son representativas de los dos grupos analizados: abejas y mariposas, cuyo orden descendente en importancia relativa es el siguiente: *Apis mellifera*, *Cymaenes tripunctus*, *Xylocopa cubaecola*, *Leptotes cassius*, *Nathalis iole* y *Urbanus proteus*.

Las especies núcleos de plantas lo integran *Bidens alba*, muy abundante en el ecosistema; *Spilanthus urens*, más común en sitios con mayor humedad en el suelo y *Canavalia rosea* que, junto a *Ipomea pes-caprae*, constituyen dos de las especies que tipifican el ecosistema estudiado y pueden ser consideradas claves del mismo por su función en la retención y estabilización del suelo arenoso de tal hábitat. Este tipo de plantas, importantes en sus módulos y en el ecosistema en sentido general, pueden concebirse como sobrillas para la conservación de los polinizadores (Vizentin-Bugoni y Maruyama, 2018).

Ings y Hawes (2018) subrayan que las redes de interacción bipartitas son heterógenas, porque sólo pocas especies despliegan gran número de conexiones, observándose lo contrario en la mayoría de las especies de la red. Tal configuración se repite en estos resultados, donde el núcleo muy conectado de insectos representa sólo 17.0% del total de especies de los mismos, mientras que el núcleo de las plantas representa 15.0% del total de especies de plantas. Olesen *et al.* (2007) asumen que alrededor de 15.0% de las especies de una red son las más importantes para la estabilidad de su estructura, asunción consistente con nuestros resultados.

La mayoría de las especies de abejas son generalistas tróficos (Frund *et al.*, 2013), incluidos miembros de *Xylocopa* (Marques *et al.*, 2011). Especies de este género se asocian a *Canavalia* (Landry *et al.*, 2014), similar con lo observado en la especie cubana, la cual despliega en *Canavalia rosea* la mayor cantidad de visitas por un insecto en la red. Por su parte, la abeja doméstica

es la especie más generalista de la red y su importancia relativa supera en casi el doble la del insecto que le sigue en esta variable. La intensidad de interacciones entre ambas abejas representa 40.3% de la intensidad total de la red. Se reconoce que *Apis mellifera* puede exhibir una importancia desproporcionada en las interacciones de una red ecológica (Aizen *et al.*, 2008; Moreira *et al.*, 2015).

La abeja doméstica es considerada competidor de polinizadores nativos por recursos florales (Goulson, 2003; Shavit *et al.*, 2009) y capaz de modificar las conductas de estas especies (Aizen *et al.*, 2008; Hung *et al.*, 2018). Sin embargo, estos efectos no siempre son evidentes (Goulson, 2003) y se observa que otras abejas no cambian su dinámica y preferencias en presencia de la abeja doméstica (Shavit *et al.*, 2009). Por ejemplo, en la red la segunda planta más visitada por *Xylocopa cubaecola* es *Citarexylum ellipticum*, visitada también con intensidad por *Apis mellifera*. De igual modo, especies diferentes de mariposas muestran mayor cantidad de interacciones en plantas muy visitadas también por la abeja doméstica, como es el caso de *Bidens alba*.

Las especies de abejas suelen exhibir complementariedad elevada (Frund *et al.*, 2013). Entre las dos especies de la red visitan 14 de las 20 especies de plantas (70%) y muestran complementariedad evidente. Una expresión de lo anterior es que la especie que más visita a *Canavalia rosea* es *Xylocopa cubaecola*, pero no se observó *Apis mellifera* durante los años de estudio. Otra especie importante en el ecosistema es *Ipomea pes-caprae*, muy visitada por *Apis mellifera*, evidenciándose lo contrario por *Xylocopa cubaecola*.

En sentido general, *Apis mellifera* se encuentra integrada en redes de polinización, donde ostenta gran importancia funcional y protagoniza gran proporción de interacciones y conectividad entre módulos (Elle *et al.*, 2012). La actividad de generalistas como esta abeja, incrementa la cohesión global de las redes mutualistas, al influir de manera positiva sobre propiedades de las mismas, tales como anidamiento, modularidad y redundancia de interacciones (Santos *et al.*, 2012; Valido *et al.*, 2018). En esta red, *Apis mellifera* incide en dos de las tres plantas núcleos, así como en todos los módulos y en especies de plantas poco o no visitadas por el resto de los insectos considerados. Tales son los casos de *Tribulus cistoides*, *Citarexylum ellipticum*, *Neptunia plena*, *Portulacca oleracea* y *Coccoloba uvifera*, contribuyendo así a la conectividad global de la red y, por ende, del ecosistema.

Las conexiones de las especies entre módulos suelen ser escasas (Olesen *et al.*, 2007; Dupont y Olesen, 2009; Dormann y Straus, 2014) o nulas (Landy *et al.*, 2018). En la red presente, los módulos exhiben conectividad relativamente elevada,

consecuencia de que la mayoría de las especies de insectos de la red comparten módulos. De manera particular, cinco de las seis especies núcleos de insectos inciden en todos los módulos. Lo observado subraya la importancia de estos insectos para la conectividad del ecosistema. Por otro lado, las especies núcleos de plantas, segregadas en módulos diferentes, muestran en sí mismas comportamiento modular, con reducida conectividad entre ellas. Tal configuración resulta coherente con lo expuesto por Dupont y Olesen (2009), cuando afirman que los módulos se organizan alrededor de una o dos especies núcleos.

Las redes bipartitas con más de 50 especies muestran anidamiento significativo y estructuran módulos, lo cual incrementa la estabilidad del sistema (Olesen *et al.*, 2007; Dehling, 2018). La presente red, integrada por 55 especies, confirma dicha configuración. Song *et al.* (2017) afirman que un nivel elevado de anidamiento debe ser más ventajoso en ambientes sometidos a perturbaciones ambientales aleatorias o muy cambiantes de manera estacional. El ecosistema estudiado coincide con esta percepción, al estar afectado por vientos intensos y la acción del mar, consecuencias de eventos meteorológicos aleatorios en ambas estaciones del año.

La complementariedad ecológica se manifiesta cuando la combinación de dos o más especies contribuye más a una función determinada que cualquiera de ellas por separado. La redundancia ecológica implica que las especies resultan sustituibles mutuamente en la funcionalidad de la red y pueden tener éxito en la polinización, con independencia de la especie de polinizador (Blüthgen y Klein, 2011). La distribución de las especies núcleos en módulos diferentes sugiere complementariedad ecológica a nivel de red. Por otro lado, la relativamente elevada conectividad de dichos módulos, reflejada en un coeficiente de modularidad reducido, sugieren redundancia ecológica.

Desde otra perspectiva, el valor moderado del índice de especialización H_2 (0.41) señala que la red, como un todo, exhibe un nivel más elevado de redundancia que de complementariedad. Esta tendencia es coherente con su estructura anidada de manera significativa y la organización en módulos con elevada conectividad relativa. De este modo, la red exhibe una dinámica compensatoria de complementariedad-redundancia que debe influir de manera positiva en su estabilidad y robustez, la cual resulta elevada tanto para los insectos como para las plantas.

Aunque la mayoría de las especies de insectos con mayor importancia relativa conectan todos los módulos de la red, muestran preferencia diferencial por los mismos, en particular

por sus especies núcleos. De hecho, la modularidad puede reflejar selecciones preferenciales (Olesen *et al.*, 2007). Dichas preferencias deben materializarse en niveles reducidos de superposición de visitas y visitantes florales, lo cual ocurre en la red. Un nivel bajo de superposición puede sugerir no sólo diferencias preferenciales y modularidad, sino también competencia (Hernández-Yañez *et al.*, 2013), además de redundancia pobre y la posibilidad de efectos negativos ante perturbaciones (Frund *et al.*, 2013). No obstante, los valores reducidos de superposición presentes en la red son superiores a lo esperado, lo que se explica por la concentración de insectos en las plantas núcleos y la estructura anidada. Tal configuración resulta coherente con una red más redundante que complementaria.

En conclusión, en este ecosistema costero con influencia de urbanizaciones y actividad humana, se obtuvo una red de interacciones ecológicas insecto-plantas robusta y poco especializada, con estructura básicamente redundante organizada en una configuración anidada y modular, sobre todo centrada en las especies núcleos de los módulos.

LITERATURA CITADA

- Aizen MA, Morales LC, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology*. 6 (2): e31. DOI:10.1371/journal.pbio.0060031.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR, Lewinston TM. 2007. *On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness*. *Oikos*. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15803.x
- 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.
- Antoniazzi R, Dáttilo W, Rico-Gray V. 2018. A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. En: Dattilo W, Rico-Gray V. (eds), *Ecological networks in the tropics. An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth*, 185-196. Springer International Publishing.
- Bell KL, J. Fowler KS, Burgess EK, Dobbs D, Gruenewald B, Lawley C, Morozumi B, Brosi J. 2017. Applying pollen DNA metabarcoding to the study of plant-pollinator interactions. *Applications in Plant Sciences*. 5: 1600124
- Beninde J, Veith M, Hochkirch A. 2015. Biodiversity in cities needs space: a meta-analysis of factors determining intra-urban biodiversity variation. *Ecology Letters*. 18: 581–592.
- Blüthgen N, Frund J, Vázquez DP, Menzel F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*. 89: 3387-3399.

- Blüthgen N, Klein A. 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*. 12: 28-291.
- Bolufe R, Benítez L, Rodríguez A, Morales A, Mederos E. 2014. Asimetría fluctuante en el diseño de venación alar de *Apis mellifera* en dos criaderos de abejas reinas de Cuba. *Apiciencia*. 16: 51-61.
- Brosi BJ, Niesgoda K, Briggs HM. 2017. *Experimental species removal impact the architecture of pollination networks*. *Biology Letters*. 13: 20170243.
- Busse A, Van den Bosh M, Maruthaveeram S, Konijnendijk C. 2013. Species richness in urban parks and its drivers: a review of empirical evidence. *Urban Ecosystems*. DOI: 10.1007/s11252-013-0316-1.
- Chacoff NP, Resasco J, Vázquez DP. 2018. Interaction frequency, network position, and the temporal persistence of interactions in a plant-pollinator network. *Ecology* 99: 21-28.
- Chao AC, Chun-Huo T, Hsieh C. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*. 93: 2037-2051.
- Cuartas-Hernández S, Medel R. 2015. Topology of plant-flower-visitor networks in a tropical mountain forest: insights on the role of altitudinal and temporal variation. *PLoS ONE*. 10: e141804.
- Dearborn DC, Kark S. 2009. Motivations for conserving urban biodiversity. *Conservation Biology*. 24: 432-440.
- Dehling DM. 2018. The structure of ecological networks. En: Dattilo W, Rico-Gray V. (eds.), *Ecological networks in the tropics. An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth*, 29-4. Springer International Publishing.
- Delmas EM, Besson M, Brice H, Burkle L, Dalla-Riva GV, Fortin MJ, Gravel D, Guimarães P, Hembry D, Newman E, Olesen JM, Pires M, Yeakel JD, T. Poisot. 2018. Analyzing ecological networks of species interactions. *Biological Review*. DOI: 10.1111/brv.12433.
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber M. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*. 2: 7-24.
- Dormann CF, Strauss R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*. 5: 90-98.
- Dupont YL, Olesen JM. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology*. 78: 346-353.
- Elle E, Elwell SL, Gielens GA. 2012. The use of pollination networks in Conservation. *Botany*. 90: 525-534.
- Ensing DJ, Pither J. 2015. A novel multiple-site extension to pairwise partitioned taxonomic beta diversity. *Ecological Complexity*. 21: 62-69.
- Fletcher RJ, Didhamb RK, Banks-Leited C, Barlow J. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*. 226: 9-15.
- Frund JC, Dormann F, Holzshuh A, Tscharnke T. 2013. Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*. 9: 2014-2054.
- Gandhi S, Kumar D. 2015. Studies on Butterfly diversity, abundance and utilization of plant resources in urban localities of Banyan city- Vadodara, Gujarat, India. *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 4: 476-480.
- Genaro JA. 2008. Origins, composition and distribution of the bees of Cuba (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila) *Insecta Mundi*. 583.
- Gotelli NJ, Entsminger GL. 2012. EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>.
- Goulson D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 34: 1-26.
- Grilli J, Rogers T, Allesina S. 2016. Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*. 7: 12031. DOI: 10.1038/ncomms 12031.
- Hammer O. 2015. Past. Paleontological Statistics. ohammer@nhm.uio.no. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hernández B, Michel-Maes J, Harvey CA, Vélchez S. 2014. Diversidad y abundancia de mariposas diurnas en un paisaje fragmentado en el departamento de Matiguas (Matagalpa), Nicaragua. <https://www.researchgate.net/publication/242278261>
- Hernández-Yañez N, Lara-rodríguez C, Díaz-Castelazo J, Dattilo W, Rico-Gray V. 2013. Understanding the complex structure of a plant-floral visitor network from different perspectives in coastal Veracruz, Mexico. *Sociobiology*. 60: 329-36.
- Hung K, Kingston JM, Albrecht M, Holway DA, Kohn JR. 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceeding of the Royal Society of Britain*. 285: 20172140. Doi/10.1098/rspb.2017.2140.
- Ings TC, Hawes JE. 2018. The history of ecological networks. En: Dattilo W, Rico-Gray V (eds), En: *Ecological networks in the tropics. An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth*, 15-28. Springer International Publishing.
- Joppa L, Montoya JM, Solé R, Sanderson J, Pimm SL. 2010. On nestedness in ecological networks. *Evolutionary Ecology Research*. 12: 35-46.
- Jordano P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*. 30: 1883-1893.
- Landi P, Minoarivelo HO, Brännstrom A, Hui C, Dieckmann U. 2018. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*. 60: 319-345.
- Landry CL, N. Elliot B, Finkle AJ, Kass LB. 2014. Plant-pollinator interactions in Bahamian coastal communities. *Caribbean Naturalist*. 9: 1-16.
- Lucas AO, Bodger B, Brosi J, Ford CR. 2018. Generalization and specialisation in hoverfly (Syrphidae) Grassland pollen transport networks revealed by DNA metabarcoding. *Journal of Animal Ecology*. 87: 1-14.
- Marques T, Nonato C, Souza L, Eugenio P, Macedo A, Augusto S. 2011. Recursos ecológicos utilizados por las especies de *Xylocopa* (Apidae: Xylocopini) en el área urbana. *Revista Colombiana de Entomología*. 37: 313-317.

Fontenla *et al.*: Red de interacción ecológica

- Marquitti FMD, Guimaraes PR, Pires MM, Bittencourt LF. 2014. Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. arXiv, 410, 1304.2917.
- Martín AM, Dalsgaard B, Olesen JM. 2010. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity*. 7: 36-43.
- Martínez-Adriano CA, Díaz-Castelazo C, Aguirre-Jaimes A. 2018. Flower-mediated plant-butterfly interactions in an heterogeneous tropical coastal ecosystem. *PeerJ*. 6: e5493.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press, Washington.
- Moreira EF, Boscolo VD, Diana BF. 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE* 10 (4): e=123628. DOI: 10.371/Journal.pone.0123628.
- Mukherjee S, Banerjee S, Basu P, Saha GK, Aditya G. 2018. Butterfly-plant network in an urban landscape: Implication for conservation and urban greening. *Acta Oecologica*. 92: 16-25.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont L, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS*. 104: 19891-19896.
- Olivier T, Schmucki R, Fontaine B, Villemey A, Archaux F. 2015. Butterfly assemblages in residential gardens are driven by species' habitat preference and mobility. *Landscape Ecology*. DOI: 10.1007/s10980-015-0299-9.
- Poisot T. 2013. An *a posteriori* measure of network modularity. *F1000Research* 2, 130.
- R Core Team. 2018. R: a language and environment for statistical computing. Research Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LC, Garrat MPD. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *PNAS*. 113: 146-151.
- Rámirez-Restrepo L, MacGregor-Fors I. 2016. Butterflies in the city: a review of urban diurnal Lepidoptera. *Urban Ecosystem*. DOI: 10.1007/s11252-016-0579-4.
- Ricardo N, Cuervo Z. 2016. Fitocenosis sinántropas en postdunas de Playas del Este, La Habana, Cuba. *Acta Botánica Cubana*. 215: 284-292.
- Ricardo N, Herrera PB, Cejas F, Bastard JA, Regalado T. 2009. Tipos y características de las formaciones vegetales de Cuba. *Acta Botánica Cubana*. 203: 1-42.
- Santos GM, Candida ML, Genini AJ, Martins CF. 2012. Invaded africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions*. 14: 2369-2378.
- Shavit O, Dafni A, Ne'Eman G. 2009. Competition between honeybees (*Apis mellifera*) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel-Implications for conservation. *Israel Journal of Plant Sciences*. 57: 171-183.
- Song C, Rohr RP, Saavedra S. 2017. Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2656.12749.
- Toumisto H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*. 33: 2-22.
- Ulrich W, Almeida-Neto M. 2012. *On the meaning of nestedness: back to the basis*. *Ecography*. 35: 1-7.
- Ulrich W. 2010. NODF- a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0 Werner Ulrich Nicolaus Copernicus University in Torun. Department of Animal Ecology Gagarina 9, 87-100 Torun; Poland e-mail: ulrichw@umk.pl Latest update: 23/03/2010.
- Valido A, Rodríguez MC, Jordano P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports* |9:4711| <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, de Souza SC, Ollerton J. 2018. Plant-Pollinator networks in the tropics: A review. En: Dattilo W, Rico-Gray V. (eds), *Ecological networks in the tropics. An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth*, 73-92. Springer International Publishing.
- Walker JG, Plein M, Morgan ER, Vesik PA. 2017. Uncertain links in host-parasite networks: lessons for parasite transmission in a multi-host system. *Philadelphia Transaction Royal Society B* 372: 20160095. DOI: /10.1098/rstb.2016.0095.
- Zhang M, He F. 2017. Plant sex affects the structure of plant-pollinator networks in a subtropical forest. *Oecologia*. DOI: 10.1007/s00442-017-3942-0.

Fontenla *et al.*: Red de interacción ecológica

Anexo 1. Especies de abejas y mariposas y su intensidad (número de interacciones) en las plantas. *Canavalia rosea* (Cro), *Bidens alba* (Bal), *Spilanthes urens* (Spu), *Ipomea pes-caprae* (Ipp), *Melanthera nivea* (Mni), *Stachytarpheta jamaicensis* (Sja), *Vigna luteola* (Vlu), *Crotalaria retusa* (Cre), *Tridax procumbens* (Tpr), *Tribulus cistoides* (Tci), *Stylosanthes hamata* (Sha), *Macroptilum atropurpureum* (Mat), *Neptunia plena* (Npl), *Sphagneticola trilobata* (Str), *Vitex trifolia* (Vit), *Citarenxylum ellipticum* (Cel), *Turnera ulmifolia* (Tul), *Portulacca oleracea* (Pol), *Phyla nodiflora* (Pno), *Coccoloba uvifera* (Cuv).

Appendix 1. Bees and butterflies species and their intensity (number of interactions) on plants. *Canavalia rosea* (Cro), *Bidens alba* (Bal), *Spilanthes urens* (Spu), *Ipomea pes-caprae* (Ipp), *Melanthera nivea* (Mni), *Stachytarpheta jamaicensis* (Sja), *Vigna luteola* (Vlu), *Crotalaria retusa* (Cre), *Tridax procumbens* (Tpr), *Tribulus cistoides* (Tci), *Stylosanthes hamata* (Sha), *Macroptilum atropurpureum* (Mat), *Neptunia plena* (Npl), *Sphagneticola trilobata* (Str), *Vitex trifolia* (Vit), *Citarenxylum ellipticum* (Cel), *Turnera ulmifolia* (Tul), *Portulacca oleracea* (Pol), *Phyla nodiflora* (Pno), *Coccoloba uvifera* (Cuv).

Especies	Cro	Bal	Spu	Ipp	Mni	Sja	Vlu	Cre	Tpr	Tci	Sha	Mat	Npl	Str	Vit	Cel	Tul	Pol	Pno	Cuv
<i>Apis mellifera</i>	0	108	20	56	1	0	3	0	0	23	0	0	30	3	6	24	0	15	0	22
<i>Xylocopa cubaeicola</i>	187	2	0	6	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	8	10	0	0	0	0
<i>Cymaenes tripunctus</i>	7	16	10	3	10	0	3	0	0	0	2	0	0	1	8	0	0	0	2	0
<i>Leptotes cassius</i>	13	38	14	0	10	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0
<i>Agraulis vanillae</i>	0	10	2	0	7	1	0	0	1	0	0	0	0	6	0	0	12	0	4	0
<i>Nathalis iole</i>	1	50	6	0	8	0	1	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urbanus proteus</i>	34	7	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0
<i>Calisto herophile</i>	1	44	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Hylephila phylaenus</i>	3	24	0	1	4	0	0	0	8	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Panoquina lucas</i>	2	20	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Pyrissitia nise</i>	0	2	6	3	0	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Polites baracoa</i>	0	4	4	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Ascia monuste</i>	0	14	1	3	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phyciodes phaon</i>	0	21	29	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0
<i>Anartia jatrophae</i>	0	13	2	0	9	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurema dairia</i>	0	2	11	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Junonia genoveva</i>	1	2	1	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Atalopedes mesogramma</i>	1	2	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heliconius charitonia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0
<i>Lerodea enfala</i>	0	3	8	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nyctelius nyctelius</i>	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Choranthus radians</i>	3	0	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euptoietia hegesia</i>	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
<i>Danaus gillippus</i>	0	8	23	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclargus ammon</i>	0	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phoebis sennae</i>	1	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrissitia dina</i>	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Antanassa frisia</i>	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hemiargus banno</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>Pyrgus oilens</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dryas iulia</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrissitia laeae</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Appias drusilla</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erynnis zarucco</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urbanus dorantes</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0