

RED DE INTERACCIONES BIPARTITAS DE VISITANTES FLORALES EN GUANABO, PLAYAS DEL ESTE, LA HABANA, CUBA BIPARTITE INTERACTIONS NETWORK OF FLOWERS VISITORS IN GUANABO, EASTERN BEACHES, HABANA, CUBA

JORGE LUIS FONTENLA , YANNI FONTENLA GARCÍA,
ALBERTO ÁLVAREZ DE ZAYAS,  NANCY RICARDO NÁPOLES

1. Instituto de Ecología y Sistemática. Carretera de Varona No. 11835 entre Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Municipio Boyeros, La Habana 19 C.P. 11900, Cuba.

RESUMEN: Las dunas costeras estabilizan el suelo y protegen hábitats adyacentes, al constituir barreras contra la intensidad del viento, las intrusiones del mar y la erosión. La conservación de las interacciones de polinización resulta vital para la resiliencia de estos ecosistemas. El presente estudio identifica aspectos básicos de la composición y estructura de las interacciones bipartitas observadas entre la abeja doméstica, la abeja carpintera cubana y mariposas con plantas florecidas en la Playa de Guanabo, al este de la Habana. Este ecosistema ha sido modificado por la destrucción extensiva de sus dunas originales. El estudio se desarrolló a través de 15 visitas entre abril de 2019 y marzo de 2023. Las observaciones se realizaron mediante recorridos de aproximadamente 600m entre las 9:00-13.00 horas por la cara posterior y la zona inmediata de postduna. Se obtuvo una red de interacciones bipartitas con dos especies de abejas, 27 especies de mariposas y 14 especies de plantas. La conectividad de la red fue 94 y la intensidad 610. La red mostró estructura anidada significativa y un nivel bajo de especialización. La superposición entre insectos y plantas fue baja, pero superior a lo esperado. La robustez de los vínculos de la red resultó elevada, tanto para los insectos como para las plantas. Se identificaron cinco módulos en las combinaciones plantas-insectos. Las plantas principales de cada módulo correspondieron a *Spilanthus urens*, *Bidens alba*, *Vigna luteola*, *Borrchia arborescens* y *Canavalia rosea*, respectivamente. *Leptotes cassius* fue la especie de insecto con más interacciones en el módulo de *Spilanthus urens*; *Apis mellifera*, en el de *Bidens alba*; *Poltes baracoa*, en el de *Vigna luteola*; *Ascia monuste*, en el de *Borrchia arborescens* y *Xylocopa cubaecola* en el de *Canavalia rosea*. *Anartia jatrophae*, *Hemiargus ceraunus* y *Phoebis sennae* fueron especies conectoras de módulos y *Leptotes cassius* concentradora de módulo. Las plantas conectoras de módulos fueron *Bidens alba* y *Vigna luteola*. La composición y estructura de la red resultó muy similar a la observada en un tramo mejor conservado de este ecosistema, entre las playas de Santa María y Boca Ciega, lo cual evidencia estabilidad y resiliencia.

PALABRAS CLAVE: abejas, dunas costeras, mariposas, modularidad, red bipartita.

ABSTRACT: Coastal dunes stabilize soil and protect adjacent habitats against wind intensity, sea intrusion and erosion. Conservation of pollination interactions is vital for the resilience of these ecosystems. The present study identifies basic aspects of composition and structure of observed interactions among honey bee, Cuban carpenter bee and butterflies with flowering plants in Guanabo Beach, at east of Habana. This ecosystem has been modified by extensive destruction of its original dunes. The study was developed through 15 visits since April 2019 to March 2023. Observations were made by transects around 600m between 9:00-13.00 hours by the posterior face and the immediate zone of post-dune. It was obtained a bipartite network with two bees species, 27 butterfly species and 14 plant species. Network connectivity was 94 and intensity was 610. Network showed significant nested structure and a low specialization index. Overlap among insects and plants was low, but

 Jorge Luis Fontenla
fontenla@ecologia.cu

Recibido: 10 de noviembre de 2023

Aceptado: 20 de diciembre de 2023



Este es un artículo publicado en acceso abierto
bajo una licencia Creative Commons



<https://cu-id.com/2403/n514e14>

higher than expected. Network links robustness was high for both insects and plants. There were identified five modules of plant-insects combinations. The core plants of each module corresponded to *Spilanthus urens*, *Bidens alba*, *Vigna luteola*, *Borrchia arborescens* and *Canavalia rosea*, respectively. *Leptotes cassius* was the insect species with more interactions in the module of *Spilanthus urens*; *Apis mellifera*, in the module of *Bidens alba*; *Poltes baracoa*, in the module of *Vigna luteola*; *Ascia monuste*, in the module of *Borrchia arborescens* and *Xylocopa cubaecola*, in the module of *Canavalia rosea*. *Anartia jatrophae*, *Hemiargus ceraunus* and *Phoebis sennae* were module connectors and *Leptotes cassius* module hub. Plant module connectors were *Bidens alba* and *Vigna luteola*. Network composition and structure were very similar to the observed in a better conserved space between Santa María and Boca Ciega beaches, which denotes stability and resilience of these interactions.

KEY WORDS: bees, bipartite network, butterflies, coastal dunes, modularity.

INTRODUCCIÓN

Las dunas costeras se encuentran entre los ecosistemas más amenazados a nivel global (Fantinato, 2019), sobre todo por la presencia de construcciones sobre las mismas que las transforman o destruyen (Abbatea et al., 2019). La presencia de dunas costeras permite estabilizar el suelo y proteger hábitats adyacentes, al constituir barreras contra la intensidad del viento, las intrusiones del mar y la erosión (Ángulo y Parra-Tabla, 2018; Jiménez-Orozco et al., 2015), lo cual les otorga gran importancia, no sólo ecológica, sino también económica (Abbatea et al., 2019; Landry et al., 2014).

La mayoría de las plantas con flores dependen para su reproducción de animales que visitan las estructuras florales para el transporte de polen entre individuos de la misma especie. De manera recíproca, los grupos de polinizadores dependen para su subsistencia de los recursos disponibles en las flores (Barrios, 2020). Los insectos destacan por su gran importancia como agentes polinizadores de la flora de dunas costeras (Fundora et al., 2021) y la conservación de estas interacciones resulta vital para la resiliencia de los ecosistemas (Fantinato, 2019; Predergast y Ollerton, 2022).

La importancia de las mariposas para el servicio ecosistémico de polinización sólo cede ante la de algunas abejas y avispas (Wang et al., 2020). Estos servicios alcanzan relevancia especial en ambientes antropizados (Martínez-Adriano et al., 2018). Incluso, fragmentos relativamente pequeños de hábitats naturales o seminaturales poseen valor, tanto para la conservación de la diversidad biológica, como para la prestación de servicios ecosistémicos (Fletcher et al., 2018; Hermann et al., 2023). Una perspectiva adecuada para evidenciar estos servicios es el análisis de interacciones bipartitas planta-animal, las cuales posibilitan caracterizar la estructura de sus redes de relaciones (Bascompte 2010; Dehling, 2018; Welts et al., 2017), así como identificar cuáles son las especies más importantes, según sus vínculos en dichas redes (del Val de Gortari, 2022; Mukjerhee et al., 2018).

Apis mellifera es la abeja con más amplia distribución mundial y fue introducida en Cuba en

1774 (Bolufe et al., 2014). Esta especie resulta común, tanto en ambientes urbanos como rurales, y se considera polinizador principal de cultivos (Valido et al., 2019) y visitante floral más frecuente en hábitats naturales (Hung et al., 2018). Por su parte, *Xylocopa cubaecola*, abeja endémica de Cuba, presenta también amplia distribución geográfica y ecológica en el archipiélago cubano (Genaro, 2008). Las especies de *Xylocopa* se encuentran usualmente asociadas con áreas de dunas arenosas (Ángulo y Parra, 2018; Figueiredo et al., 2013). De manera sinérgica, las mariposas pueden contribuir a la mayor robustez de las interacciones de polinización ante cambios en el uso de la tierra o declive en las poblaciones de abejas (Rader et al., 2016).

Fontenla et al. (2019) estudiaron la red de interacciones bipartitas de visitantes florales, compuesta por mariposas más las abejas *Apis mellifera* y *Xylocopa cubaecola*, en el sistema de dunas arenosas desde la playa Santa María hasta la playa Boca Ciega, al este de la Habana. Dicho entramado mostró una estructura anidada con presencia de módulos, tendencia a la generalización en las visitas de plantas florecidas y robustez elevada entre los vínculos insectos-plantas. El paisaje de este tramo se caracterizó por la existencia de un sistema de dunas y su vegetación inherente bien estructurado.

El objetivo de este estudio es identificar aspectos básicos de la estructura de las interacciones bipartitas observadas entre las abejas mencionadas y mariposas con plantas florecidas en la Playa de Guanabo, al este de las playas de referencias. El paisaje original de este ecosistema costero arenoso ha sido profundamente modificado por la destrucción extensiva de sus dunas originales, consecuencia de construcciones sobre las mismas, intrusión marina y contaminación por desechos sólidos y líquidos.

Nuestra hipótesis de trabajo presupone que, aun en hábitats muy modificados por la urbanización y malas prácticas ambientales, sería posible observar una estructura funcional y estable de los vínculos entre ciertas plantas florecidas y sus visitantes, polinizadores potenciales o efectivos en el ecosistema de costa arenosa bajo estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y OBSERVACIONES

Guanabo pertenece a las Playas del Este de La Habana, localizadas en un tramo del litoral norte a lo largo de 11 km, desde Playa Tarará hasta el Rincón de Guanabo, entre 16 km-26 km al este de la Habana, capital de Cuba. El paisaje de estas playas se distingue por la presencia de complejo de vegetación de costa arenosa, compuesto de manera típica por una red de plantas herbáceas rastreras dominantes de las especies *Canavalia rosea* e *Ipomea pes-caprae* y de poaceas como *Panicum amarum*. De igual modo, resulta representativa la presencia de arbustos de *Coccoloba uvifera*. (Álvarez y Ricardo, 2009, 2011; Ricardo y Cuervo, 2016; Ricardo et al., 2009). Entre la vegetación espontánea de porte herbáceo se destacan por su abundancia y ubicuidad *Bidens alba* y *Spilanthes urens*. No obstante, la modificación del paisaje original, persisten en Guanabo fragmentos con cierto desarrollo de dunas y espacios de vegetación entre viviendas (Fig. 1).

El estudio se desarrolló a través de 15 visitas entre abril de 2019 y marzo de 2023, desde la calle 476 (23° 10' 12.92" N, 82° 08' 42.24" W) hasta la calle 510 (23° 10' 22.06" N, 82° 07' 25.18" W). La distancia entre ambas calles fue alrededor de 2100m. Las observaciones se realizaron mediante recorridos de aproximadamente 600m entre las 9:00-13:00 horas por la cara posterior y la zona inmediata de postduna, o por el terreno detrás de las viviendas más próximas a la costa. En cada recorrido se anotaron la presencia y frecuencia en plantas

florecidas de las abejas *Apis mellifera* y *Xylocopa cubaecola*, así como de todas las especies de mariposas observadas, cuya espiritrompa estuviese en contacto con la estructura de la flor. Se anotó la presencia de todas las especies de mariposas avistadas en cada recorrido, aunque no estuviesen en contacto con las flores de la manera descrita.

ANÁLISIS DE DATOS

Se construyó una matriz de frecuencia de las abejas y mariposas visitantes de plantas florecidas. A partir de esta matriz, se elaboró un gráfico de interacciones bipartitas con la opción *plotnetwork* del paquete *R* (RStudio Team, 2020). Se determinaron los descriptores a nivel de red y de especie mencionados en lo que sigue, según Dormann et al. (2009), Antoniazzi et al. (2018), Landi et al. (2018) y Martínez-Falcón et al. (2019). A nivel de red se calcularon el orden de la red ($S = A + P$), donde A es la riqueza de especies de insectos y P la de especies de plantas. El tamaño de la red o conectividad es el número de conexiones o vínculos de presencia entre ambos niveles de la red (L). La intensidad es el número total de interacciones insectos-plantas. El llenado de matriz o conectancia, $C = L / AxP$, cuantifica la proporción de la red que se encuentra conectada, en relación con el número de conexiones totales posibles entre sus componentes.

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. El programa empleado fue Past, 3.15 (Hammer, 2017).



FIGURA 1. Diferentes sitios de Playa Guanabo.

FIGURE 1. Different sites of Guanabo Beach.

Una red bipartita es anidada cuando las especies con menos vínculos planta-animal interactúan, sobre todo, con especies que exhiben mayor número de vínculos, mientras que estas últimas interactúan tanto con especies con mayor o menor número de vínculos. El nivel de anidamiento se calculó mediante el índice NODF con un modelo nulo fijo-fijo, que mantiene las filas y columnas con valores constantes en 1000 iteraciones de los datos originales. La significación estadística se detectó según el tamaño de efecto estandarizado (SES), que indica cuanto se aparta del valor nulo el valor observado. Valores $\geq -2,0$ indican anidamiento significativo. El programa utilizado fue NODF (Ulrich, 2010).

La superposición de las visitas de insectos en las plantas y la superposición de las plantas según sus 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 según el valor del índice SES.

Se calcularon los índices de generalización-especialización ($H'2$) y de robustez (R) de la red bipartita. $H'2$ varía entre 0 (red máximamente generalista) y 1 (red máximamente especializada). El índice considera la desviación del número realizado de interacciones de una especie y su número esperado de interacciones. La robustez (R) determina cuán robusto son los vínculos de la red ante la pérdida de especies (Beltrán y Traveset, 2018). El algoritmo simula la proporción de componentes de un nivel trófico que deberían ser removidos para colapsar 50% de los vínculos del otro nivel trófico. El índice varía entre 0-1, donde valores cercanos a 1 indican estabilidad elevada entre los vínculos. Se utilizó la opción *networklevel*.

A nivel de especie se calculó el grado o número de vínculos de cada especie de insecto (número de especies de plantas visitadas) o planta (número de especies de insectos visitantes). La intensidad es el número total de visitas realizadas o recibidas. Se estimó el índice de generalización-especialización para especies, d' , el cual integra utilización y disponibilidad proporcional de insectos y plantas en la red. Toma valores desde 0 (generalista máximo) hasta 1 (especialista máximo). Se reconocieron como generalistas, o con tendencia a la generalización, aquellas especies con índice $d' \leq 0.50$ y como especialistas, o con tendencia a la especialización, a especies con $d' > 0.50$. El índice se calculó con la opción *specieslevel*.

MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Los módulos representan grupos de superposición de recursos de plantas y animales. Los vínculos

dentro de los módulos son más frecuentes que entre módulos (Olesen *et al.*, 2007; Delmas *et al.*, 2018). Los módulos se detectaron mediante el algoritmo de enfriamiento simulado, que maximiza densidad de vínculos dentro de módulos y baja conectividad entre los mismos. El coeficiente de modularidad, CM, mide la intensidad con la cual las especies tienen más vínculos que lo esperado dentro de sus módulos (Guimera y Almaral, 2005). El procedimiento identifica las especies animales características de cada módulo como aquellos que tienen todos o la mayoría de sus vínculos dentro del módulo en cuestión. Se utilizaron las opciones *computemodules* y *plotmoduleweb*.

El patrón de conectividad modular o función topológica de cada nodo (especie) de la red se representa por las coordenadas z y c , las cuales cuantifican la conectividad de un nodo con otros nodos dentro de su módulo (z) y con nodos en otros módulos (c). La coordenada c es llamada también coeficiente de participación (PC). Se distinguen los siguientes tipos de conectividad. *Concentradores de módulos* ($z > 2,5$, $PC < 0,625$): son buenos conectores dentro de sus módulos. *Concentradores de redes* ($z > 2,5$, $PC > 0,625$): resultan buenos conectores dentro de sus módulos y entre módulos. *Conectores* ($z \leq 2,5$, $PC \geq 0,625$): buenos conectores entre módulos. *Periféricos* ($z \leq 2,5$; $0,05 < PC \leq 0,62$): presentan la mayoría de los vínculos dentro de sus módulos. *Ultraperiféricos* ($PC \leq 0,05$): tienen todos sus vínculos dentro de su módulo (Guimera y Almaral, 2005; Olesen *et al.*, 2007; Saunders y Rader, 2019). Las funciones se determinaron mediante la opción c, z .

RESULTADOS

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA RED BIPARTITA

Se obtuvo una red de vínculos bipartitos planta-animal cuyo tamaño fue de 43 especies, desglosadas en 14 especies de plantas y 29 especies de insectos, los cuales comprendieron 27 especies de mariposas más las abejas *Apis mellifera* y *Xylocopa cubaecola* (Fig. 2). La conectividad mostró 94 vínculos entre insectos y plantas, con una intensidad igual a 610. La red exhibió una conectancia de 23% de la potencial posible. La proporción observada de especies de mariposas como visitantes florales con relación al total de las 42 especies avistadas en los recorridos fue de 65.8% (Suplemento 1, Tabla 1).

La estructura de la red, tanto en su número de vínculos (94) como en su intensidad (610), exhibió anidamiento significativo. La superposición de visitantes florales entre las especies de plantas (42,1%), al igual que entre las especies de plantas

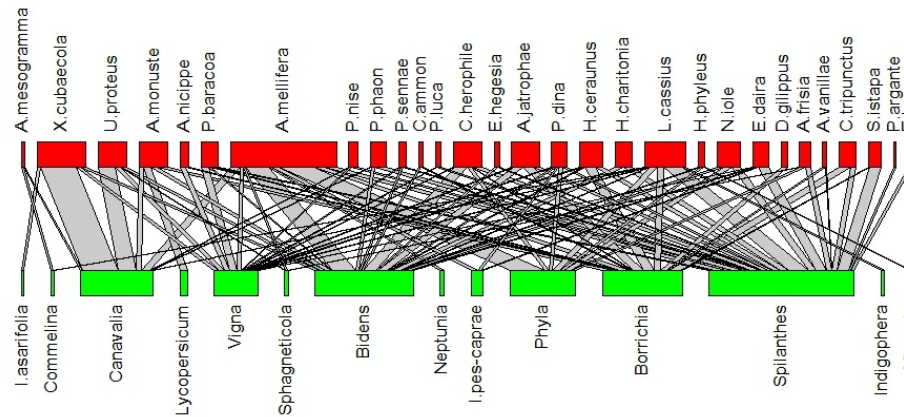


FIGURA 2. Red bipartita de insectos (nodos rojos)-plantas (nodos verdes) en Playa Guanabo. Líneas indican conexiones y su grosor la intensidad de las mismas. Tamaño de los nodos proporcional con la cantidad e intensidad de vínculos.

FIGURE 2. Bipartite network of insects (red nodes)-plants (green nodes) in Guanabo Beach. Lines indicate connections and their thickness their intensity. Node size proportional to number and intensity of links.

según sus visitantes (23,7%), fue relativamente baja. No obstante, estos valores fueron superiores de manera significativa a lo esperado si el patrón de visitas fuese por completo al azar (Tabla 2). Por su parte, el índice de generalización-especialización de la red, H^2 , obtuvo un valor de 0.38, lo cual señala tendencia a la generalización en las interacciones bipartitas globales. La robustez de los vínculos de la red resultó elevada, tanto para los insectos ($R=74,4\%$) como para las plantas ($R=74,7\%$).

Existió relación significativa entre la frecuencia (número de presencias entre las 15 visitas al área de estudio) de las especies de insectos observadas en el terreno y el número de especies de plantas visitadas ($r_s=0,65$, $p=0,0004$). Los insectos visitaron, desde una, hasta nueve especies de plantas, la intensidad de las visitas fluctuó, desde una sola vez, hasta 119 veces. Los insectos que visitaron el mayor número de especies de plantas fueron la abeja *Apis mellifera*, observada en nueve especies y las mariposas *Leptotes cassius* y *Calisto herophile*, avistadas en ocho y cinco especies, respectivamente. Estos insectos, junto con la abeja *Xylocopa cubaecola* y la mariposa *Urbanus proteus*, exhibieron la mayor intensidad de visitas (Tablas 1, 3).

Las plantas fueron visitadas, por una, hasta 21 especies de insectos. La intensidad fluctuó, desde una, hasta 164 visitas. Las especies de plantas visitadas por mayor número de especies de insectos fueron *Spilanthes urens*, *Bidens alba*, *Borrchia arborescens*, *Canavalia rosea* y *Vigna luteola* (Fig. 3). Entre los insectos ($r_s=0,81$, $p=0,0001$), así como

entre las plantas ($r_s=0,88$, $p=0,0001$), se observaron correlaciones significativas positivas entre el número de visitas y la intensidad de las mismas.

La gran mayoría de las especies de insectos (93,1%) se comportó como visitantes florales generalistas, con valores del índice d' entre 0,10 y 0,42. Las excepciones fueron la abeja carpintera *Xylocopa cubaecola* ($d'=0,57$) que realizó 76% de sus visitas a *Canavalia rosea* y la mariposa *Atalopedes mesogramma* ($d'=0,56$), visitante de *Canavalia rosea* y *Commelina elegans* (Tabla 3). La mayoría de las plantas (71,4%) obtuvo valores de d' entre 0,16 y 0,43, indicadores de interacciones generalistas con sus visitantes florales. Las plantas que exhibieron interacciones con tendencia a la especialización de sus visitantes (d' entre 0,58 y 0,62) fueron *Commelina erecta*, *Viguiera helianthoides*, *Canavalia rosea* y *Lycopersicum sculentum*.

MODULARIDAD

Se identificaron cinco módulos en las combinaciones plantas-visitantes con un coeficiente de modularidad igual a 0,39. Los módulos estuvieron integrados, desde una, hasta seis especies de plantas, y desde ocho hasta 21 especies de insectos (Tabla 4). Las plantas principales de cada módulo correspondieron a *Spilanthes urens*, *Bidens alba*, *Vigna luteola*, *Borrchia arborescens* y *Canavalia rosea*, respectivamente. Los módulos con más visitantes y frecuencias de visitas fueron los asociados a *Spilanthes urens* y *Bidens alba*, con 21 y

TABLA 1. Especies de insectos, plantas con flores e intensidad de visitas *Bal*: *Bidens alba*. *Bar*: *Borrchia arborescens*. *Cro*: *Canavalia rosea*. *Cer*: *Commelina erecta*. *Inc*: *Indigophera cubensis*, *Ipa*: *Ipomea asarifolia*. *Ipe*: *Ipomea pes-caprae*. *Lys*: *Lycopersicum sculentum*. *Npl*: *Neptunia plena*. *Pno*: *Phyla nodiflora*. *Str*: *Sphagneticola trilobata*. *Sur*: *Spilanthes urens*. *Ulu*: *Vigna luteola*. *Vhe*: *Viguiera helianthoides*.

TABLE 1. Insects species, flowering plants and intensity of visits. *Bal*: *Bidens alba*. *Bar*: *Borrchia arborescens*. *Cro*: *Canavalia rosea*. *Cer*: *Commelina erecta*. *Inc*: *Indigophera miniata*, *Ipa*: *Ipomea asarifolia*. *Ipe*: *Ipomea pes-caprae*. *Lys*: *Lycopersicum sculentum*. *Npl*: *Neptunia plena*. *Pno*: *Phyla nodiflora*. *Str*: *Sphagneticola trilobata*. *Sur*: *Spilanthes urens*. *Ulu*: *Vigna luteola*. *Vhe*: *Viguiera helianthoides*.

Especies	<i>Bal</i>	<i>Bar</i>	<i>Cro</i>	<i>Cer</i>	<i>Inm</i>	<i>Ipa</i>	<i>Ipe</i>	<i>Lys</i>	<i>Npl</i>	<i>Pno</i>	<i>Str</i>	<i>Sur</i>	<i>Vlu</i>	<i>Vhe</i>	Total
Abejas															
<i>Apis mellifera</i>	26	12	10	0	0	0	8	0	4	39	2	14	4	0	119
<i>Xylocopa cubaecola</i>	5	0	41	0	0	3	0	0	0	0	0	0	5	0	54
Mariposas															
<i>Abaeis nicippe</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	9
<i>Agraulis vanillae</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4
<i>Anartia jatrophae</i>	10	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	31
<i>Anthanassa frisia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	6	0	0	12
<i>Ascia monuste</i>	7	12	5	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	32
<i>Atalopedes mesogramma</i>	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Calisto herophile</i>	14	1	0	0	0	0	0	0	0	5	0	11	2	0	33
<i>Cyclargus ammon</i>	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Cymaenes tripunctus</i>	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	19
<i>Danaus gilippus</i>	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Ephyriades brunnea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4
<i>Eurema daira</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	11	1	0	18
<i>Euptoieta hegesia</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	5
<i>Heliconius charitonia</i>	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	20
<i>Hemiargus ceraunus</i>	2	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	0	26
<i>Hylephila phyleus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	1	7
<i>Leptotes cassius</i>	2	7	1	1	3	0	0	0	0	8	0	22	2	0	46
<i>Nathalis iole</i>	8	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	9	0	0	26
<i>Panoquina luca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	6
<i>Phoebis sennae</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	9
<i>Phoebis argante</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Phyciodes phaon</i>	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	18
<i>Polites baracoa</i>	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	9	0	20
<i>Pyrisitia dina</i>	3	0	0	0	0	0	3	0	0	4	0	5	2	0	17
<i>Pyrisitia nise</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	10
<i>Strymon istapa</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	15
<i>Urbanus proteus</i>	6	0	20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	33
Total	111	90	82	3	3	3	14	8	4	74	4	164	49	1	610

TABLA 2. Índice de anidamiento de la red (NODF) y de superposición de recursos (overlap) para insectos y plantas, p= probabilidad de error. SES: tamaño de efecto estandarizado. LC: límites de confianza.

TABLE 2. Nestedness index (NODF) for network and index of resources overlap (overlap) for insects and plants, p= error probability. SES: standarized size effect. LC: confidence limits.

Índices	Grado	Intensidad
NODF observado	51,9	31,5
NODF simulado	73,3	48,9
SES	-6,4	-5,7
LC	66,6-79,1	42,7-54,5
Overlap	Insectos	Plantas
Overlap observado	0,421	0,237
Overlap simulado	0,16	0,12
SES	22,4	7,1
p observado $\geq$ simulado	0,00	0,00

19 especies de visitantes florales, más 167 y 208 de intensidad de vínculos, respectivamente. Los insectos restringidos a un solo módulo representaron 17% del total de especies, y los presentes en todos los módulos fueron solamente la abeja *Apis mellifera* y la mariposa *Leptotes cassius*.

Los módulos con más especies características de insectos fueron los correspondientes a *Spilanthus urens* (11 especies características), *Bidens alba* (seis especies) y *Borrchia arborescens* (siete especies), *Leptotes cassius* fue la especie de insecto con mayor intensidad de interacciones en el módulo de *Spilanthus urens* (M1); *Apis mellifera*, en el módulo de *Bidens alba* (M2); *Polites baracoa*, en el módulo de *Vigna luteola* (M3); *Ascia monuste*, en el módulo de *Borrchia arborescens* (M4) y *Xylocopa cubaecola* más *Urbanus proteus* en el módulo de *Canavalia rosea* (M5) (Tabla 5).

La mayor proporción de especies de insectos (82,8%) se comportó de manera periférica o ultraperiférica, lo cual señala que la mayoría de las visitas observadas se desarrollaron dentro de un único módulo. *Anartia jatrophae*, *Hemiargus ceraunus* y *Phoebis sennae* fueron especies conectoras de módulos y *Leptotes cassius* concentradora de módulo. De modo semejante, la mayor proporción de plantas (85,7%) fue periférica o ultraperiférica, Las plantas conectoras de módulos fueron *Bidens alba* y *Vigna luteola* (Tabla 6).

DISCUSIÓN

La mayoría de las redes bipartitas mutualistas muestran valores de conectancia entre 0,11 y 0,18, clasificados entre bajos y moderados (Landi et al., 2018; Vizentin-Bugoni et al., 2018). La conectancia o llenado de matriz de la presente red (0,23) pudiera

considerarse moderada. Esta variable representa una medida de la cohesión de la red. A mayor conectancia, existen más vínculos compartidos en el entramado de interacciones; pero ello depende del tamaño de la red. Redes con gran número de componentes tienden a exhibir menor número de vínculos, sobre todo entre los componentes más raros, lo cual disminuye la conectividad global por una ley de potencia (Bkuthgen et al., 2008; Delmas et al., 2018). En el presente estudio, las especies de insectos con mayor número de vínculos con las plantas florecidas tienden a ser también las más frecuentes en el hábitat a través del tiempo, y así contribuyen en mayor medida a la cohesión de la red plantas-visitantes florales.

El anidamiento significativo de los vínculos significa que los visitantes de las plantas menos visitadas tienden a ser los que visitan más plantas, y los que menor intensidad de interacciones exhiben tienden a visitar las plantas que reciben la mayor intensidad de interacciones. Esta estructura redundante implica que los efectos de una perturbación ambiental o de pérdida de recursos pueden resultar más atenuados, al no existir dependencia estrecha entre los componentes de la red de vínculos (Bell et al., 2017; Song et al., 2017). La estructura anidada resulta ventajosa en ambientes sometidos a perturbaciones aleatorias, frecuentes e intensas, porque otorga mayor robustez a los vínculos entre especies (Barrios, 2020; Baumgartner, 2020; Song et al., 201). El ecosistema estudiado se ajusta a esta consideración, al estar afectado por vientos intensos, oleaje y presiones antrópicas de índole diversa, tales como gran afluencia de público en las dunas, contaminación por desechos y daños a la vegetación.

Beltrán y Traveset (2018) aseveran que el nivel de superposición en las interacciones bipartitas permite

TABLA 3. Grado, grado normalizado (%), intensidad y valor del índice de especialización de especies (d') en insectos y plantas.TABLE 3. Grade, normalized grade (%), intensity, and species specialization index value (d') for insects and plants.

Especies	Grado	Grado %	Intensidad	d'
Abejas				
<i>Apis mellifera</i>	9	0,643	119	0,183
<i>Xylocopa cubaecola</i>	4	0,286	54	0,572
Mariposas				
<i>Abaeis nicippe</i>	2	0,142	9	0,186
<i>Agraulis vanillae</i>	2	0,142	4	0,182
<i>Anartia jatrophae</i>	4	0,286	31	0,157
<i>Anthanassa frisia</i>	3	0,214	12	0,249
<i>Ascia monuste</i>	4	0,286	32	0,381
<i>Atalopedes mesogramma</i>	2	0,142	4	0,599
<i>Calisto herophile</i>	5	0,357	33	0,125
<i>Cyclargus ammon</i>	2	0,142	4	0,164
<i>Cymaenes tripunctus</i>	2	0,142	19	0,304
<i>Danaus gilippus</i>	1	0,071	7	0,416
<i>Ephyriades brunnea</i>	1	0,071	4	0,306
<i>Euoptoieta hegesia</i>	2	0,142	18	0,147
<i>Eurema दौर</i>	4	0,286	5	0,211
<i>Helichonius charitonia</i>	2	0,142	20	0,225
<i>Hemiargus ceraunus</i>	4	0,286	26	0,178
<i>Hylephyla phyleus</i>	3	0,214	7	0,357
<i>Leptotes cassius</i>	8	0,571	46	0,149
<i>Nathalis iole</i>	3	0,214	26	0,181
<i>Panoquina luca</i>	2	0,142	6	0,31
<i>Phoebis argante</i>	1	0,071	9	0,101
<i>Phoebis sennae</i>	3	0,214	2	0,136
<i>Phyciodes phaon</i>	3	0,214	18	0,176
<i>Polites baracoa</i>	4	0,286	20	0,208
<i>Pyrisitia dina</i>	5	0,357	17	0,146
<i>Pyrisitia nise</i>	3	0,214	10	0,183
<i>Strymon istapa</i>	2	0,142	15	0,255
<i>Urbanus proteus</i>	4	0,286	33	0,371
Plantas				
<i>Bidens alba</i>	18	0,621	111	0,189
<i>Borrchia arborescens</i>	13	0,448	90	0,429
<i>Canavalia rosea</i>	8	0,276	82	0,589
<i>Commelina erecta</i>	2	0,069	3	0,586
<i>Indigophera miniata</i>	1	0,035	3	0,349
<i>Ipomea asarifolia</i>	1	0,035	3	0,311
<i>Ipomea pes-caprae</i>	3	0,103	14	0,333
<i>Lycopersicum sculentum</i>	1	0,035	8	0,623
<i>Neptunia plena</i>	1	0,035	4	0,157
<i>Phyla nodiflora</i>	7	0,241	74	0,425
<i>Sphagneticola trilobata</i>	3	0,103	4	0,121
<i>Spilanthes urens</i>	21	0,724	164	0,345
<i>Vigna luteola</i>	14	0,483	49	0,289
<i>Viguiera helianthoides</i>	1	0,035	1	0,593



FIGURA 3. Algunos visitantes florales de Playa Guanabo. De arriba abajo y de izquierda a derecha, *Xylocopa cubaecola* en *Canavalia rosea*, *Apis mellifera* en *Ipomea-pes caprae*, *Agraulis vanillae* en *Borrichia arborescens*, *Hemiargus ceraunus* en *Spilanthes urens*, *Eurema daira* en *Bidens alba*, *Polites baracoa* en *Vigna luteola*.

FIGURE 3. Some flower visitors in Guanabo beach. From up to bottom and from left to right, *Xylocopa cubaecola* on *Canavalia rosea*, *Apis mellifera* on *Ipomea-pes caprae*, *Agraulis vanillae* on *Borrichia arborescens*, *Hemiargus ceraunus* on *Spilanthes urens*, *Eurema daira* on *Bidens alba*, *Polites baracoa* on *Vigna luteola*.

inferir si el ensamblaje es redundante funcionalmente (superposición alta) o caracterizado por la presencia de especies complementarias (superposición baja). Un nivel bajo de superposición en el uso de recursos sugiere la existencia de diferencias preferenciales o posible competencia entre los componentes de la red (Hernández-Yañez *et al.*, 2013), más la posibilidad de efectos negativos ante perturbaciones (Frund *et al.*, 2013). Los valores bajos de superposición presentes en la red resultan, no obstante, superiores a lo esperado.

La superposición de interacciones superior a la esperada, junto con un valor de conectancia moderadamente elevado y anidamiento significativo, resulta consistente con la existencia de una red más redundante o generalista que complementaria y, de este modo, resistente ante perturbaciones y ante un posible colapso. Esto último resulta enfatizado por los valores de robustez, superiores a 70%, tanto en insectos como en plantas, así como por el bajo nivel de especialización de la red global de vínculos ($H' = 0.38$) y el de la mayoría de las especies de insectos y plantas de manera individual.

La modularidad refleja heterogeneidad del hábitat y de los recursos disponibles (Olesen *et al.*, 2007; Saunders y Rader 2019). La estructura modular tiende a retener los impactos de una perturbación dentro de uno o varios módulos y minimiza los impactos en otros (Delmas *et al.*, 2017; Elle *et al.*, 2012; Yang *et al.*, 2018). Las especies de plantas con más visitas, *Spilanthes urens*, *Bidens alba*, *Borrichia arborescens*, *Vigna luteola* y *Canavalia rosea*, se encuentran segregadas en módulos diferentes. Esta

configuración podría resultar amortiguadora ante los efectos de perturbaciones, porque los recursos más utilizados por los insectos se encuentran en subconjuntos diferentes de combinaciones de especies, con interacciones más intensas dentro de tales subconjuntos.

Los módulos se organizan alrededor de una o dos especies de plantas (Dupont y Olesen, 2009) y permiten identificar nodos claves de plantas e insectos de la red (Saunders y Rader, 2019; Torre *et al.*, 2018; Welte *et al.*, 2017). Los nodos claves serían aquellos con plantas que definen módulos, como son los casos de *Spilanthes urens*, *Bidens alba*, *Vigna luteola*, *Canavalia rosea* y *Borrichia arborescens*. Los principales insectos asociados son, respectivamente: *Leptotes cassius*, *Apis mellifera*, *Polites baracoa*, *Xylocopa cubaecola* y *Ascia monuste*.

La mayor proporción (62,1%) de insectos visitó plantas distribuidas entre dos y tres módulos de los cinco detectados. No obstante, la conectividad entre módulos fue baja, al ser la mayor parte de las especies (82,6%) periférica o ultraperiférica. Ello significa que la frecuencia más intensa de visitas, o su totalidad, ocurrieron en el módulo del cual son características. De manera similar, la mayor parte de las especies de plantas (85,7%) reciben de manera exclusiva o mayoritaria más visitas de insectos dentro del módulo que definen. Incluso, la abeja doméstica (*Apis mellifera*), presente en todos los módulos, se comportó como periférica en la red de vínculos, al concentrar su frecuencia de visitas en el módulo definido por *Bidens alba*.

TABLA 4. Composición y estructura en módulos (M1-M5) de especies de plantas e insectos. Abreviatura de las especies de plantas como en [Tabla 1](#).

TABLE 4. Modules (M1-M5) composition and structure of plant and insect species. Acronyms of plant species like in [Table 1](#).

	M1			M2				M3		M4		M5		
Especies	Sur	Inc	Bal	Pno	Ipe	Npl	Vhe	Str	Vlu	Bar	Lsc	Cro	Cer	Ias
Abejas														
<i>A. mellifera</i>	14	0	26	39	8	4	0	2	4	12	0	10	0	0
<i>X. cubaecola</i>	0	0	5	0	0	0	0	0	5	0	0	41	0	3
Mariposas														
<i>A. nicippe</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	6	3	0	0	0	0
<i>A. vanillae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>A. jatrophae</i>	7	0	10	0	0	0	0	0	2	12	0	0	0	0
<i>A. frisia</i>	6	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>A. monuste</i>	0	0	7	0	0	0	0	0	0	12	8	5	0	0
<i>A. mesogramma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0
<i>C. herophile</i>	11	0	14	5	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0
<i>C. ammon</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>C. tripunctus</i>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0
<i>D. gilippus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>E. brunnea</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. दौरа</i>	11	0	3	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>E. hegesia</i>	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. carithonia</i>	10	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. ceraunus</i>	8	0	2	0	0	0	0	0	4	12	0	0	0	0
<i>H. phileus</i>	0	0	2	4	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. cassius</i>	22	3	2	8	0	0	0	0	2	7	0	1	1	0
<i>N. iole</i>	9	0	8	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. luca</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>P. phaon</i>	13	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>P. argante</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. sennae</i>	4	0	3	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>P. baracoa</i>	5	0	2	0	0	0	0	0	9	4	0	0	0	0
<i>P. dina</i>	5	0	3	4	3	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>P. nise</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0
<i>S. istapa</i>	13	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>U. proteus</i>	0	0	6	0	0	0	0	1	6	0	0	20	0	0
Intensidad	164	3	111	74	14	4	1	4	49	90	8	82	3	3

TABLA 5. Número de especies de insectos y su intensidad por módulos (M1...M5). Insectos característicos de cada módulo (C).

TABLE 5. Species number of insects and their intensity by modules (M1...M5). Characteristic insects by modules (C).

Especies	M1	M2	M3	M4	M5
Abejas					
<i>Apis mellifera</i>	14	C (79)	4	12	10
<i>Xylocopa cubaecola</i>	0	5	5	0	C (44)
Mariposas					
<i>Abaeis nicippe</i>	0	0	C (6)	3	0
<i>Agraulis vanillae</i>	1	0	0	C (3)	0
<i>Anartia jatrophae</i>	7	10	2	C (12)	0
<i>Anthanassa frisia</i>	C (6)	6	0	0	0
<i>Ascia monuste</i>	0	12	0	C (20)	5
<i>Atalopedes mesogramma</i>	0	0	0	0	C (4)
<i>Calisto herophile</i>	11	C (19)	2	1	0
<i>Cyclargus ammon</i>	0	2	0	C (2)	0
<i>Cymaenes tripunctus</i>	6	0	0	C (13)	0
<i>Danaus gilippus</i>	0	0	0	C (7)	0
<i>Ephyriades brunnea</i>	C (4)	0	0	0	0
<i>Eurema daira</i>	C (11)	6	1	0	0
<i>Euoptoieta hegesia</i>	2	C (3)	0	0	0
<i>Hemiargus ceraunus</i>	8	2	4	C (12)	0
<i>Heliconius charitonia</i>	C (10)	10	0	0	0
<i>Hylephila phyleus</i>	0	C (6)	0	0	0
<i>Leptotes cassius</i>	C (25)	10	2	7	2
<i>Nathalis iole</i>	9	C (17)	0	0	0
<i>Panoquina luca</i>	C (4)	0	2	0	0
<i>Phoebis argante</i>	C (2)	0	0	0	0
<i>Phoebis sennae</i>	C (4)	3	2	0	0
<i>Phyciodes phaon</i>	C (13)	3	0	0	2
<i>Polites baracoa</i>	5	2	C (9)	4	0
<i>Pyrisitia dina</i>	5	C (10)	2	0	0
<i>Pyrisitia nise</i>	C (7)	0	2	0	1
<i>Strymon istapa</i>	C (13)	0	0	2	0
<i>Urbanus proteus</i>	0	7	6	0	C (20)
Total de especies	21	19	14	13	8
Intensidad	167	208	49	98	88

TABLA 6. Valor de conectividad entre módulos (c) y dentro de módulos (z) de las especies de insectos y plantas. Cifras en negrita indican buenos conectores.

TABLE 6. Connectivity value among modules (c) and within modules (z) of insects and plants species. Bold numbers indicate good connectors.

Especies	Coordenadas	
	c	z
Abejas		
<i>Apis mellifera</i>	0,238	1,981
<i>Xylocopa cubaecola</i>	0,166	0,975
Mariposas		
<i>Abaeis nicippe</i>	0,336	-707
<i>Agraulis vanillae</i>	0,261	-0,579
<i>Anartia jatrophae</i>	0,688	-0,218
<i>Anthanassa frisia</i>	0,185	-0,341
<i>Ascia monuste</i>	0,182	2,231
<i>Atalopedes mesogramma</i>	0,00	0,047
<i>Calisto herophile</i>	0,552	-0,467
<i>Cyclargus ammon</i>	0,494	-0,619
<i>Cymaenes tripunctus</i>	0,322	0,177
<i>Danaus gilippus</i>	0,00	-0,418
<i>Ephyriades brunnea</i>	0,00	-0,401
<i>Euoptoieta hegesia</i>	0,44	-0,661
<i>Eurema dairia</i>	0,416	-0,192
<i>Helichonius charitonia</i>	0,487	-0,222
<i>Hemiargus ceraunus</i>	0,658	-0,218
<i>Hylephyla phyleus</i>	0,00	-0,401
<i>Leptotes cassius</i>	0,519	2,995
<i>Nathalis iole</i>	0,334	-0,495
<i>Panoquina luca</i>	0,468	-0,401
<i>Phoebis argante</i>	0,00	-0,461
<i>Phoebis sennae</i>	0,651	-0,401
<i>Phyciodes phaon</i>	0,554	-0,132
<i>Polites baracoa</i>	0,517	0,707
<i>Pyrisitia dina</i>	0,331	-0,424
<i>Pyrisitia nise</i>	0,603	-0,311
<i>Strymon istapa</i>	0,342	-0,132
<i>Urbanus proteus</i>	0,623	-1,022
Plantas		
<i>Bidens alba</i>	0,691	1,579
<i>Borrchia arborescens</i>	0,322	0,707
<i>Canavalia rosea</i>	0,348	1,137
<i>Commelina erecta</i>	0,079	-0,397
<i>Indigophera miniata</i>	0,00	-0,707
<i>Ipomea asarifolia</i>	0,00	-0,741
<i>Ipomea pes-caprae</i>	0,482	-0,444
<i>Lycopersicum sculentum</i>	0,00	-0,707
<i>Neptunia plena</i>	0,00	-0,706
<i>Phyla nodiflora</i>	0,391	0,935
<i>Sphagneticola trilobata</i>	0,521	-0,725
<i>Spilanthes urens</i>	0,441	0,707
<i>Vigna luteola</i>	0,701	NA
<i>Viguiera helianthoides</i>	0,00	-0,637

Los polinizadores suelen visitar una proporción baja de las plantas florecidas disponibles en áreas urbanizadas (Hermann *et al.*, 2023). Este patrón de visitas se observa en el presente estudio. *Apis mellifera* fue el insecto con más especies de plantas visitadas, lo cual sólo representó 64,3% de estas especies, seguida por *Leptotes cassius* (57,1%). El resto de los visitantes florales utilizaron entre 7,1% y 35,7% de las especies de plantas de la red. La presencia de esta abeja se encuentra relacionada con un incremento de la conectancia y anidamiento de las redes y una reducción de la modularidad (Dattilo *et al.*, 2022).

No obstante las diferencias en la fisonomía del paisaje, las redes de vínculos observadas en el tramo Santa María-Boca Ciega (Fontenla *et al.*, 2019) y en el presente estudio de Guanabo, exhiben estructuras similares, dada en valores casi idénticos de conectancia, nivel de generalización en las interacciones y robustez de los vínculos insecto-plantas. De igual modo, la estructura de los vínculos muestra anidamiento y superposición significativas, Las mismas especies de plantas definen módulos, con gran semejanza en la composición de sus principales insectos asociados, La excepción es el módulo definido por *Borrchia arborescens*, especie de planta no observada en el tramo de Santa María-Boca Ciega, pero que representa un recurso abundante en varios espacios de Guanabo, Las mariposas son consideradas nectarívoros generalizados, que alternan entre plantas florecidas según su disponibilidad (Olesen *et al.*, 2011).

El valor fundamental de estos ensamblajes de insectos en el ecosistema costero de Playas del Este no radica en su exclusividad, al tratarse de especies comunes de mariposas (Fontenla *et al.*, 2020; Mancina *et al.*, 2020) y de abejas (Genaro, 2008), sino en sus servicios ecosistémicos de polinización. Dichas funciones benefician a plantas inherentes del sistema de costa arenosa, como son *Ipomea pes-caprae* y *Canavalia rosea* (Álvarez y Ricardo, 2009, 2011), Ángulo y Parra (2018) exponen que ambas especies de plantas atraen principalmente a polinizadores especialistas del género *Xylocopa*. Esta tendencia se observa en el presente estudio. En el tramo Santa María- Boca Ciega se obtuvieron resultados similares (Fontenla *et al.*, 2019).

A través de la polinización de plantas estabilizadoras del terreno, los ensamblajes de insectos estudiados contribuyen a la sostenibilidad de sus hábitats. Estos sistemas ecológicos constituyen barreras contra la erosión y fragmentación ecológica causadas por su exposición a frecuentes intrusiones marinas, vientos intensos y malas prácticas ambientales por parte de las comunidades humanas.

REFERENCIAS

- Abbatea, A., J., Campbell, W., Chase, B., Kimmel, C, y William, H.K. (2019). Urban development decreases bee abundance and diversity within coastal dune systems, *Global Ecology and Conservation*, 20, e00711. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00711>.
- Álvarez, A. y 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. y 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, 35-45.
- Angulo, D. F., y Parra-Tabla, V. (2018). Las plantas de la zona de pioneras de la costa: una vida llena de desafíos. *Desde el Herbario CICY*, 10, 222-226.
- Antoniazzi, R. Dáttilo, W., y Rico-Gray, V. (2018). A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. En Dáttilo, W., y Rico-Gray, V. (Eds.), *Ecological networks in the tropics* (pp. 185-196). Springer Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13
- Barrios, Y.C. (2020). Las plantas y los polinizadores: mutualistas inmersos en una red compleja de interacciones. *Desde el Herbario CICY*, 12,16-20.
- Bascompte, J. (2010). Structure and dynamics of ecological networks. *Science* 329, 765-766.
- Baumgartner, M.T. (2020). Connectance and nestedness as stabilizing factors in response to pulse disturbances in adaptive antagonistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 486, 110073. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2019.110073>.
- Bell, K.L., Fowler, J., Burgess, K.S., Dobbs, E.K., Gruenewald, D., Lawley, B., Morozumi, C., y Brosi, B.J. (2017). Applying pollen DNA metabarcoding to the study of plant-pollinator interactions. *Applications in Plant Sciences*, 5(6): 1600124. <https://doi.org/10.3732%2Fapps.1600124>.
- Beltrán, R., y Traveset, A. (2018). Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras, Efectos de la pérdida de hábitat. *Ecosistemas*, 27, 102-114,
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D.P., y Menzel, F. (2008). What do interaction networks metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89, 3387-3399.
- Bolufe, R., Benítez, L., Rodríguez, A., Morales, A., y 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.
- Dattilo, W., Cruz, C.P., Luna, P., Ratoni, B., Hinojosa-Díaz, I. A., Neves, F.S., Leponce, M., Villalobos, F.,

- y Guevara, R. (2022). The Impact of the Honeybee *Apis mellifera* on the Organization of Pollination Networks Is Positively Related with Its Interactive role throughout Its Geographic Range, *Diversity*, 14, 917. <https://doi.org/10.3390/d14110917>.
- Dehling, D.M. (2018). The structure of ecological networks. En: Dattilo W., y 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* (pp. 29-42). Springer International Publishing. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0>.
- Del Val de Gortari, E.K. (2022). Redes de interacciones para el estudio de la biodiversidad. *Revista Digital Universitaria (rdu)*, 23(2). <http://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2022.23.2.9>.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.H., Burkle, L., Dalla-Riva, G.V., Fortin, M.J., Gravel, D., Guimarães, P., Hembry, D., Newman, E., Olesen, J.M., Pires, M., Yeakel, J.D., y Poisot, T. (2018). Analyzing ecological networks of species interactions, *Biological Review*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>.
- Dormann C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, M. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2: 7-24.
- Dupont Y.L., y Olesen J.M. (2009). Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks, *Journal of Animal Ecology*, 78: 346-353.
- Elle, E., Elwell, S.L., y Gielens, G.A. (2012). The use of pollination networks in Conservation. *Botany* 90, 525-534.
- Fantinato, E. (2019). The impact of (mass) tourism on coastal dune pollination networks, *Biological Conservation*, 236: 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.037>.
- Figueiredo, N., Gimenes, M., de Miranda, M.D., y Oliveira-Reboucas, P. (2013). *Xylocopa* bees in tropical coastal sand dunes. Use of resources and their floral syndromes. *Neotropical Entomology*, 42, 252-257. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0121-9>.
- Fletcher, R.J., Didhamb, R.K., Banks-Leited, C., y Barlow, J. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation*, 226, 9-15.
- Fontenla, J.L., Fontenla, Y., y Mancina, C.A. (2020). Composición y modularidad de los ensamblajes de mariposas de Playa del Este, La Habana, Cuba. *Poeyana*, 511, 1-16.
- Fontenla, J. L., Fontenla, Y., Cuervo, Z., y Álvarez, A. (2019). Red de interacción ecológica insectos-plantas en Playas del Este, la Habana, Cuba. *Acta Botánica*, 218, 129-142.
- Frund, J.C., Dormann, F., Holzshuh A., y Tscharrntke, T. (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 9, 2014-2054.
- Fundora, D., Rodríguez, D., Pérez, N., y González, J.A. (2021). Síndromes de polinización y dispersión del complejo de vegetación de costa arenosa de Playa Las Coloradas, Ciego de Ávila, Cuba. *Revista Ecovida*, 11,1.
- Genaro, J.A. (2008). Origins, composition and distribution of the bees of Cuba (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). *Insecta Mundi*, 583. <https://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/583>.
- Gotelli, N.J., y Entsminger, J.L. (2012). EcoSim 7.72, Acquired Intelligence, Inc.
- Guimera, R., y Amaral, L.A.N. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks, *Nature*, 433, 895-900.
- Hammer, O. (2017). Past, PAleontological Statistics Version 3.15.
- Herrmann, J., Buchholz, A., y Theodorou, P. (2023). The degree of urbanization reduces wild bee and butterfly diversity and alters the patterns of flower visitation in urban dry grasslands. *Scientific Reports*, 13, 2702, <https://doi.org/10.1038/s41598-023-29275-8>.
- Hernández-Yañez, N., Lara-rodríguez, C., Díaz-Castelazo, J., Dattilo, W., y 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, J.M., Albrecht, M., Holway, D.A., y Kohn, J.R. (2018). The worldwide importance of honee bees as pollinators in natural habitats, *Proceeding of the Royal Society of Britain* 285: 20172140, <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2140>.
- Jiménez-Orozco, O., Espejel, I., y Martínez, M.L. (2015). La investigación científica sobre dunas costeras de México: origen, evolución y retos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 486-507.
- Landi, P., Minoarivelo, H.O., Brännstrom, A., Hui, C., y Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*, 60, 319-345.
- Mancina, C.A., Núñez, R., y Neyra, B. (2020). *Mariposas de Cuba, Guía de Campo*. Editorial AMA, La Habana.
- Martínez-Adriano, C.A., Díaz-Castelazo, C., y Aguirre-Jaimes, A. (2018). Flower-mediated plant-butterfly interactions in an heterogeneous tropical coastal ecosystem. *Peer Journal*, 6, e5493. <https://doi.org/10.7717/peerj.5493>.
- Martínez-Falcón, A., Martínez-Adriano, P.C.A., y Dattilo, C.A. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno, C.E. (Ed.),

- La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 265-283). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex.
- Mukherjee, S., Banerjee, S., Basu, P., Saha, G.K., y Aditya, G. (2018). Butterfly-plant network in an urban landscape: Implication for conservation and urban greening. *Acta Oecologica*, 92,16-25.,
- Olesen J.M., Bascompte, J., Dupont, L., y Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS*, 104 (50), 19891-19896.
- Olesen, J.M., Stefanescu, C., y Traveset, A. (2011). Strong, long-term temporal dynamics of an ecological network. *PLoS ONE*, 6 (11), e26455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026455>.
- Prendergast, K.S., y Ollerton, J. (2022). Spatial and temporal scale of analysis alter conclusions about the effects of urbanisation on plant-pollinator networks. *Arthropod-Plant Interactions*, 16, 553-565. <https://doi.org/10.1007/s11829-022-0992 5-w>.
- RStudio Team (2018). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.C., y Garrat, M.P.D. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination, *PNAS*, 113, 146-151.
- Ricardo, N., Herrera, P.B., Cejas, F., Bastard, J.A., y Regalado, T. (2009). Tipos y características de las formaciones vegetales de Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 203, 1-42.
- Ricardo, N., y Cuervo, Z. (2016). Fitocenosis sinántropas en postdunas de Playas del Este, La Habana, Cuba. *Acta Botánica Cubana*, 215, 284-292.
- Saunders, M.E., y Rader, R. (2019). Network modularity influences plant reproduction in a mosaic tropical agroecosystem. *Proceeding of the Royal Society of Botany*, 286, 220190296. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0296>.
- Song, C., Rohr, R.P., y Saavedra, S. (2017). Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology*, 86(6). <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12749>.
- Torre, G.S., Fernandez-Lugo, R., Guarino, R., y Fernández-Palacios, J.M. (2018). Network analysis by simulated annealing of taxa and islands of Macaronesia (North Atlantic Ocean). *Ecography* 42, 1-12.
- Ulrich, W. (2012). NODF - a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0.
- Valido, A., Rodríguez, M.C., y Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*, 9(4711). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-4127 1-5>.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyamam, P.K, de Souza S.C., y Ollerton, J. (2018). Plant-Pollinator networks in the tropics: A review. En: Dattilo, W., y 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* (pp. 73-92). Springer International Publishing.
- Wang, W. L., Suman, D.O., Zhang, H.H., Xu, Z, B., Ma, F.Z., y Hu, S.J. (2020). Butterfly conservation in China: from science to action. *Insects*, 11(10), 661. <https://doi.org/10.3390/insects11100661>.
- Welti, E., Helzer, C., y Joern, A., (2017). Impacts of plant diversity on arthropod communities and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere* 8 (10): e01983. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1983>.
- Yang, X., Yan, C., Zhao, Q., Holyoak, M., Fortuna, M.A., Bascompte, J., Jansen, P.A., y Zhang, Z(2018). Ecological succession drives the structural change of seed-rodent interaction networks in fragmented forests. *Forest Ecology and Management*, 419, 42-50.

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

Contribución de los autores: **Conceptualización:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Metodología y análisis estadístico:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Muestreos de campo:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y; Ricardo, N. **Escritura del documento:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Análisis de los resultados:** Fontenla, J.L; Fontenla, Y. **Identificación de especies:** Fontenla, J.L., Fontenla, Y; Ricardo, N. **Revisión y edición:** Fontenla, J.L., Fontenla, Y; Ricardo, N.