

MATRIZ ESPACIAL DE MARIPOSAS EN SITIOS COSTEROS Y CAYOS DEL NORTE DEL CENTRO DE CUBA SPATIAL MATRIX OF BUTTERFLIES IN COASTAL SITES AND KEYS FROM NORTH CENTRAL CUBA

✉ JORGE LUIS FONTENLA, YANNI FONTENLA, CARLOS A. MANCINA

Instituto de Ecología y Sistemática, Carretera Varona # 11835, Municipio Boyeros, La Habana. Código Postal 11900 La Habana 19. Cuba

RESUMEN: Las costas representan áreas dinámicas y altamente modificadas por la actividad humana y la acción de eventos naturales. La conectividad entre sus organismos resulta vital para su resiliencia y el mantenimiento de servicios ecosistémicos, como la polinización. Las mariposas son consideradas un grupo fundamental para estos servicios, y son posibles indicadoras de la presencia de corredores ecológicos, que son áreas de conectividad espacial. En este estudio, se analiza la composición y estructura taxonómica de mariposas en 19 sitios costeros y 12 cayos del norte de Cuba central. Este estudio parte de la hipótesis de que una matriz espacial metapoblacional, con especies muy conectadas y bajo recambio, estructura anidada, modularidad y selectividad espacial poco intensa y con una relación sitios-taxones robusta, permitiría inferir que dicha matriz se comporta como un corredor ecológico. Sobre esta base, se clasificó la composición de mariposas de cada uno de los sitios en especies raras, poco frecuentes, frecuentes y muy frecuentes. Para ponderar los cambios a través de la matriz, se utilizaron diferentes combinaciones de diversidad beta, así como el nivel de anidamiento. Con la riqueza de especies por subfamilias se desarrolló un análisis de modularidad y conectividad espacial. En las dos regiones estudiadas se destacan por su riqueza de especies y por constituir buenos conectores espaciales las localidades de Canasí, península de Hicacos y cayo Coco, estas dos últimas a pesar de tener una intensa actividad turística. Los resultados coinciden con las expectativas de la hipótesis de trabajo y se concluye que la matriz espacial analizada constituye un corredor ecológico natural.

PALABRAS CLAVE: conectividad espacial, conectividad modular, corredor ecológico, red bipartita.

ABSTRACT: Coasts represent very dynamic and highly modified areas due to both human activity and natural events. Connectivity among their populations is vital for their resilience and preservation of ecosystem services like pollination. Butterflies are considered an essential group offering this service, as well as possible indicators of ecological corridors, which are areas of spatial connectivity. In this study, butterfly composition and taxonomic structure is analyzed in 19 coastal sites and 12 keys in north of central Cuba. The work hypothesis suggests that a spatial matrix structured by metapopulations, along with very connected species, low compositional replacement, nested structure, low level of modularity and spatial selectivity, high robustness in the relation sites-taxa, and resilience after environmental perturbations, would allow to infer that the spatial matrix may represent a natural ecological corridor. On this basis, butterfly composition was classified in rare, low frequent, frequent and very frequent species. To measure compositional changes throughout the matrix, there were used different combinations of beta diversity, as well as the nestedness level. With the species richness by subfamilies, an analysis of spatial modularity and connectivity was conducted. In the two regions studied, the localities of Canasí, Hicacos Peninsula and Coco Key are important for their species richness and for constituting good spatial connectors, the latter two, in spite of having intense tourist activity. The results coincide with the expectations of the working hypothesis and it is concluded that the spatial matrix analyzed constitutes a natural ecological corridor.

KEYWORDS: bipartite network, ecological corridor, modular connectivity, spatial connectivity.

✉ Jorge Luis Fontenla
jlfontenla55@gmail.com

Recibido: 25 de septiembre de 2024

Aceptado: 12 de octubre de 2024



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



<https://cu-id.com/2403/n515e02>

INTRODUCCIÓN

Las costas abarcan paisajes diversos con peculiaridades geológicas, biológicas, y socioeconómicas. Los componentes naturales de las zonas costeras representan barreras contra la intensidad del viento, la intrusión marina y la erosión (Jiménez-Orozco *et al.*, 2015; Ángulo y Parra-Tabla, 2018; Abbatea *et al.*, 2019). Estos paisajes se caracterizan por ser de gran fragilidad ecológica, al constituir los espacios más dinámicos y cambiantes del planeta (Silva *et al.*, 2017). Las zonas costeras se encuentran entre los ecosistemas más amenazados por el cambio climático (Fantinato, 2019); pero, sobre todo, por el desarrollo de malas prácticas ambientales, como son la presencia de construcciones que las transforman o destruyen (Abbatea *et al.*, 2019).

Una consecuencia de la actividad humana y de los cambios ambientales es la fragmentación ecológica. Este fenómeno puede conllevar pérdida de funcionalidad en los paisajes, al reducir o eliminar la conectividad entre sus componentes (Martínez *et al.*, 2009). La fragmentación suscita la emergencia de metapoblaciones. Dichas poblaciones se distribuyen a través de parches ecológicos discontinuos, entre los que se asumen diferentes niveles de conexión y dispersión o, incluso, ausencia aparente de conectividad (Maciel-Mata *et al.*, 2015; Rojas-Castro y Araya-Crisóstomo, 2019; Pulido-Pastor *et al.*, 2021). Wittaker *et al.* (2018) definen los sistemas metapoblacionales como poblaciones distribuidas a través de áreas no conectadas lo suficiente para constituir una entidad única, pero sin llegar a ser del todo independientes unas de las otras.

La estructura espacial metapoblacional puede presentar conectividad eventual, mediada por la presencia de corredores ecológicos. Según Hees y Fisser (2001), los corredores ecológicos son espacios de conectividad de un paisaje, que facilitan el movimiento entre parches ambientales. García (2018) los visualiza como una matriz espacial que incluye diferentes tipos de vegetación o usos del suelo, los cuales permiten conectividad entre parches del paisaje y fungen como medio de dispersión; parches pequeños de bosques representan recursos temporales que facilitan el movimiento de especies a través de la matriz espacial. Hilty *et al.* (2020) conciben los corredores ecológicos como espacios geográficos que preservan o restauran conectividad ecológica. Tales espacios pueden ser discontinuidades a través de un paisaje predominante o una combinación de paisajes. De lo anterior, se infiere que un corredor ecológico representa una matriz espacial de conectividad de especies entre sitios en paisajes relacionados; en esta

matriz es de esperar conectividad real o potencial entre sus poblaciones.

Los insectos destacan por su relevancia como agentes polinizadores de la flora de zonas costeras (Fundora *et al.*, 2021). La conservación de estas interacciones resulta vital para la resiliencia de tales ecosistemas (Fantinato, 2019; Prendergast y Ollerton, 2022). Las mariposas constituyen visitantes florales frecuentes en complejos de vegetación de costa rocosa y arenosa en Cuba (Fontenla, 2021; Fontenla *et al.*, 2019, 2023). Este grupo se considera indicador del estado de la diversidad biológica y de funciones claves de los ecosistemas (Comay *et al.*, 2021, Fallas-Madrigal, 2021). La fragmentación y degradación de hábitats homogeniza su composición de especies, y reduce su abundancia y riqueza (Gandhi y Kumar 2015; Haaland, 2017). Otra consecuencia es que afecta su función polinizadora (Buchholz y Kowaric, 2019), cuya importancia en tal servicio ecosistémico sólo cede ante su análogo en abejas y avispas (Wang *et al.*, 2022).

Las mariposas son particularmente informativas para estudiar los efectos del cambio climático. Para facilitar la adaptación a este, es esencial mantener la conectividad entre hábitats a través de los paisajes modificados (Geena *et al.*, 2021). La conectividad entre sitios permite la dispersión y la existencia de poblaciones viables (Girish *et al.*, 2013). Los sistemas poblacionales conectados pueden ser más biodiversos y resilientes ante cambios ambientales negativos (Gizachew, 2022). Las mariposas resultan también útiles para evaluar y monitorear acciones de restauración, reforestación y en el propio diseño de corredores ecológicos (Mancina *et al.*, 2022).

En este estudio se analiza la estructura espacial y taxonómica de los ensambles de mariposas en una matriz integrada por 19 sitios de la costa norte de la región occidental de Cuba y 12 cayos del archipiélago Sabana-Camagüey, al norte de la región central de Cuba. La pregunta de investigación es la siguiente: ¿Permiten inferir las características de la composición de especies y subfamilias de mariposas, en una matriz espacial, la posible existencia de un corredor ecológico natural? Una respuesta afirmativa tendría implicaciones positivas para la preservación de la diversidad del grupo y la resiliencia ante los cambios de origen natural y antrópico. El presente estudio parte de la siguiente hipótesis de trabajo: una matriz espacial se comporta como un corredor ecológico cuando tiene una estructura metapoblacional, con especies muy conectadas, bajo recambio en su composición, con una estructura anidada y una selectividad espacial poco intensa, además de una relación sitio-taxonos robusta y resiliente ante perturbaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

SITIOS COSTEROS Y CAYOS

Se compiló información sobre la composición de especies de mariposas en 19 sitios costeros de la región noroccidental de Cuba y de 12 cayos del archipiélago Sabana-Camagüey. Esta se obtuvo de artículos científicos, del material depositado en la colección entomológica del Instituto de Ecología y Sistemática y datos inéditos de los dos primeros autores. A continuación, se brindan los sitios costeros y cayos incluidos en este estudio, el número y acrónimo empleado a lo largo del texto y entre paréntesis las coordenadas geográficas en formato decimal de cada uno.

Sitios: 1. Lado oeste de la Bahía de Mariel, MAR (-82.764, 23.021), 2. Costa Mosquito, MOS (-82.714, 23.021), 3. Banes, BAN (-82.633, 23.031), 4. El Salado, SAL (-82.608, 23.038), 5. Playa la Concha, CON (-82.442, 23.111), 6. Bosque de la Habana, BHA (-82.408, 23.113), 7. Costa al este de la Bahía de la Habana, CHE (-82.352, 23.154), 8. Ensenada de Tiscornia, TIS (-82.327, 23.144), 9. Costa Cojimar, COJ (-82.309, 23.169), 10. Playa Tarará-Mégano, TME (-82.201, 23.178), 11. Playa Santa María, SMA (-82.178, 23.175), 12. Playa Boca Ciega, BCI (-82.154, 23.170), 13. Playa Guanabo, GUA (-82.130, 23.173), 14. Playa Brisas del Mar, BMA (-82.108, 23.174), 15. Playa Rincón de Guanabo, RGU (-82.093, 23.176), 16. Punta Guano, PGU (-81.649, 23.153), 17. Canasí uveral, CUV (-81.776, 23.144), 18. Canasí bosque semideciduo, CSD (-81.770, 23.145), 19. Península de Hicacos, PHI (-81.183, 23.183), 20. Cayo las Brujas, BRU (-79.155, 22.621), 21. Cayo Español de Adentro, ESA (-79.114, 22.623), 22. Cayo Ensenachos, ENS (-79.089, 22.643), 23. Cayo Majá, MAJ (-79.076, 22.645), 24. Cayo Santa María, CSM (-79.020, 22.658), 25. Cayo Guillermo, CGU (-78.676, 22.602), 26. Cayo Coco, CCO (-78.493, 22.490), 27. Cayo Paredón Grande, PGR (-78.213, 22.477), 28. Cayo Romano, ROM (-77.646, 22.026), 29. Cayo Cruz, CRU (-77.821, 22.237), 30. Cayo Guajaba, GUJ (-77.528, 21.855), 31. Cayo Sabinal, SAB (-77.276, 21.673) (Fig. 1). La literatura consultada por sitio fue la siguiente: Fontenla (1987) (sitio 2), Fontenla y Fontenla (2023) (sitios 6-7), Fontenla et al. (2020) (sitios 10-15), Fontenla et al. (2023) (sitio 13), Núñez y Barro (2003) (sitios 17-18), Núñez (2014) (sitios 20-31). La información de los sitios 25-26 fue complementada con observaciones inéditas en el terreno. Las observaciones de los sitios 1, 3, 4, 5, 8, 9, 16 y 19 son inéditas y en cada uno de los sitios se realizaron, al menos, tres inventarios de especies de mariposas.

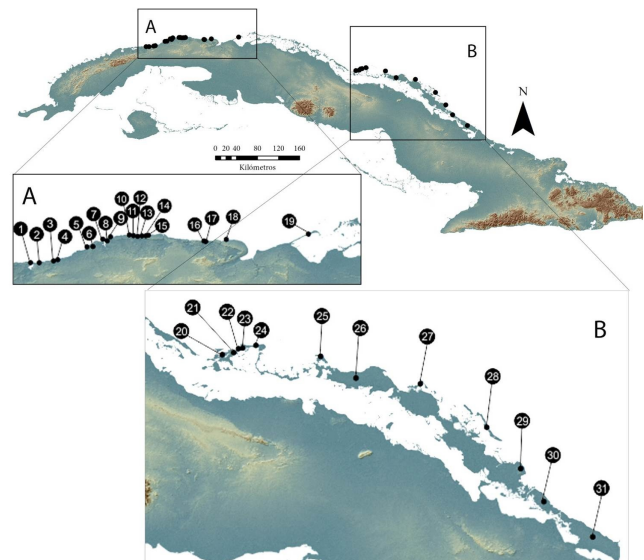


FIGURA 1. Sitios costeros (A) y cayos del archipiélago Sabana-Camagüey (B) incluidos en este estudio.

FIGURE 1. Coastal sites (A) and keys of the Sabana-Camagüey archipelago (B) included in this study.

ANÁLISIS DE LA MATRIZ DE ESPECIES

Una conexión es la presencia o abundancia de una especie en una locación (Marini et al., 2018). La conectividad de la matriz de especies por sitios se estimó como la proporción de especies presentes, en relación con el número de presencias posibles (Co=total de presencias/total de especies X total de sitios) (Delmas et al., 2018; Landi et al., 2018). Se precisó la riqueza de especies por sitios y la cantidad de sitios ocupados por cada especie. Se calcularon los límites de confianza de los valores promedios según el método de percentil ajustado con 10 000 iteraciones de bootstrapping utilizado el programa Past, 4.0 (Hammer et al., 2001).

Se calculó la variación en la composición de especies o diversidad beta de la matriz, $\beta=(\gamma/\alpha)$, donde γ (γ) es igual a la riqueza total de especies de la matriz y α (α) la riqueza promedio de especies por sitios. La diversidad β cuantifica la cantidad de unidades de composición de especies o subfamilias presentes en el conjunto de sitios (Calderón et al., 2013; Pereyra y Moreno, 2013). El valor mínimo de β es 1.0, cuando todos los sitios tienen la misma composición de taxones y el valor máximo de β equivale al número de sitios si todos tuvieran una composición taxonómica diferente por completo. La heterogeneidad de la composición de taxones entre sitios se calculó por la expresión $He=\beta/N$, donde N es el número de sitios (Toumisto, 2010). Sus valores corresponden a $1/N$, cuando la diversidad beta es mínima ($\beta=1,0$) y a la unidad cuando la diversidad beta es máxima ($\beta=N$).

Se calcularon los reemplazos absolutos y relativos en la composición de taxones en las matrices. El reemplazo absoluto ($\beta_{ra}=\beta-1$) es el número de veces que se reemplaza la composición promedio de especies o subfamilias en el conjunto de datos. Sus valores alcanzan, desde 0, cuando sólo existe una unidad de composición de especies o subfamilias única hasta el valor $N-1$, cuando cada sitio tiene una composición de especies o subfamilias diferente por completo. El reemplazo relativo, ($\beta_{rr}=\beta-1/N-1$), cuantifica la proporción promedio de la composición que cambia entre un sitio y el otro a través del conjunto de sitios; este va desde 0, donde la composición entre sitios es idéntica y no ocurre reemplazo entre estos, hasta 1, donde la composición de cada sitio es completamente distinta (Toumisto, 2010).

La disimilitud o complementariedad en la composición entre sitios costeros y cayos se cuantificó mediante la diversidad beta, $\beta_{to} = (b+c/a+b+c)$, donde b y c representan el número de taxones observados en solo en un grupo y no en el otro, y a es el número de taxones comunes. β_{to} se desglosó en sus componentes de reemplazo, $\beta_{re} = 2(\min b, c)/a+b+c$, y de diferencia de riqueza, $\beta_{ri} = |b-c|/a+b+c$ (Podani y Shmera, 2016). La importancia relativa del reemplazo equivale a $IR_{re} = \beta_{re}/\beta_{to}$, y la importancia relativa de la diferencia en riqueza equivale a $IR_{ri} = \beta_{ri}/\beta_{to}$ (Carvalho *et al.*, 2013; Chen y Schmera, 2015).

El anidamiento espacial es un patrón de orden donde las especies de los sitios más pobres en especies tienden a ser las que se distribuyen en más sitios, mientras que las especies que se distribuyen en menos sitios tienden a encontrarse en los sitios más ricos en especies (Ulrich y Almeida-Neto, 2012; Ulrich *et al.*, 2017). El nivel de anidamiento se calculó mediante el índice NODF. Se aplicó un modelo nulo fijo-fijo, que mantiene las filas (taxones) y columnas (sitios) constantes en cada iteración. Se aplicaron 1000 iteraciones de los datos originales utilizando el programa NODF (Ulrich, 2010).

Las especies de mariposas se clasificaron en cuatro clases según la frecuencia de su presencia en la matriz de especies/sitios; raras (1-3 sitios: $\leq 10\%$ de los sitios), poco frecuentes (4-12 sitios: $> 10\%$, $\leq 40\%$), frecuentes (13-18 sitios: $> 40\%$, $< 60\%$) y muy frecuentes (19-31 sitios: $\geq 60\%$, 100%). Las correlaciones entre diferentes variables se estimaron por el coeficiente de Spearman y la probabilidad de que las variables no se encuentren correlacionadas se estimó mediante 10 000 permutaciones de Monte Carlo en el programa Past 4.0 (Hammer *et al.*, 2001).

SUBFAMILIAS, MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Para analizar la representación taxonómica a nivel de subfamilias se construyó una matriz con el número de especies por subfamilias entre

sitios. La clasificación taxonómica se tomó de Mancina *et al.* (2022). A partir de esta matriz, se elaboró una red de interacciones bipartitas utilizando la función *plotnetwork* del paquete bipartite (Dormann *et al.*, 2009). Se calcularon los índices de generalización-especialización o selectividad (H^2) y de robustez (R) de la red bipartita. H^2 varía entre 0 (red máximamente generalista o no selectiva) y 1 (red máximamente especializada o completamente selectiva). La robustez (R) es una medida de la conectividad o resiliencia del entramado ante la pérdida de sitios, esta simula la proporción de sitios que deberían ser removidos para colapsar 50% de los vínculos espaciales de las subfamilias; valores cercanos a 1 indican resiliencia elevada. Estos índices fueron calculados con la función *networklevel* del paquete bipartite (Dormann *et al.*, 2009). Adicionalmente, con la función *specieslevel* se estimó para cada subfamilia y sitio la selectividad (d') y la fuerza (ST). La fuerza muestra la importancia de un sitio o subfamilia considerando la cantidad y dependencia por dicho sitio o viceversa (Beltrán y Traveset, 2018; Landi *et al.*, 2018).

Los módulos en este estudio representan grupos de superposición de sitios y subfamilias según el número de especies de estas. La conectividad dentro de los módulos es más intensa que entre módulos (Olesen *et al.*, 2007; Delmas *et al.*, 2018). Los módulos se determinaron mediante el algoritmo de enfriamiento simulado, que maximiza densidad de conexiones dentro de módulos y baja conexión entre estos. El coeficiente de modularidad, CM, mide la intensidad con la cual las especies tienen más conexiones que lo esperado dentro de sus módulos (Guimera y Almaral, 2005). El procedimiento identifica las subfamilias más características de cada módulo como aquellas que tienen todos o la mayoría de sus conexiones dentro del módulo en cuestión; para esto se utilizaron las funciones *computemodules* y *plotmoduleweb* del paquete bipartite (Dormann *et al.*, 2009).

El patrón de conectividad modular (subfamilia o sitio) 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). Se distinguen cinco tipos de conectividad: *Concentradores de módulos* ($z > 2,5$, $c < 0,625$), estos son buenos conectores dentro de sus módulos; *Concentradores de redes* ($z > 2,5$, $c > 0,625$), que resultan buenos conectores dentro de sus módulos y entre módulos; *Conectores* ($z \leq 2,5$, $c \geq 0,625$), que son buenos conectores entre módulos; *Periféricos* ($z \leq 2,5$; $0,05 < c \leq 0,62$), presentan la mayoría de sus conexiones dentro de sus módulos y *Ultraperiféricos* ($c \leq 0,05$), los que tienen todas sus conexiones dentro de su módulo (Guimera y Almaral, 2005; Olesen *et al.*, 2007,

Saunders y Rader, 2019). Estas funciones espaciales se determinaron mediante la opción *C*, *Z* en el paquete bipartite (Dormann et al., 2009).

RESULTADOS

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LA MATRIZ ESPACIAL

Se observaron en la matriz espacial 134 especies entre los 19 sitios costeros y los 12 cayos estudiados. De esta cifra, 122 especies (91 %) correspondieron a los 19 sitios costeros y 97 especies (72,4 %) a los 12 cayos. El endemismo en la matriz estuvo representado por 16 especies y 20 subespecies. De manera específica, en los sitios costeros se observaron 32 endemismos, desglosados en 14 especies y 18 subespecies y en los cayos se detectaron 23 endemismos, correspondientes a 9 especies y 14 subespecies. **Suplemento 1**.

Las especies se distribuyeron, desde un único sitio, hasta en los 31 sitios; los de mayor riqueza fueron cayo Coco (86 especies), Canasí-Uveral (82), Canasí-Semideciduo (69) y península de Hicacos (69). La riqueza de especies entre sitios varió entre 3 y 86 especies (64,2 % del total) (**Suplemento 1**) y las especies se distribuyeron como promedio en nueve (29%) de los sitios. La riqueza promedio de especies por sitios fue de 38,7 especies (28,9 % del total) (**Tabla 1**).

En los sitios se observaron desde uno a 23 endemismos, con un promedio de 7 endemismos por sitio. La riqueza de endemismos de los sitios estuvo correlacionada de manera significativa con la riqueza total de especies ($r_s = 0.87$, $P = 0,0001$). La mayoría de las especies fueron raras (50 especies, 37,3 % del total) o poco frecuentes (44, 32,8 %); las frecuentes fueron 15 (11,2 %) y las muy frecuentes 25 (18,6 %). Las especies raras se observaron sólo en 21 de los sitios (67,7 %); en los costeros se observaron 43 especies raras en 15 de los sitios, y en los cayos se registraron 19 especies raras en 6 de los cayos. (**Tabla 2**, **Suplemento 1**).

La composición general de especies por sitios resultó anidada de manera significativa (NODF observado = 67,5, $P < 0,002$). De manera coherente, se obtuvo correlación significativa entre la riqueza total de especies de cada sitio y el número de especies raras en los mismos ($r_s = 0,69$, $P = 0,0003$). Los sitios con mayor riqueza total de especies, como Canasí, cayo Coco y la península de Hicacos, tuvieron la mayor cantidad de especies raras. Por su parte, las especies muy frecuentes representaron la mayor proporción de especies en los sitios de baja riqueza total ($r_s = -0.62$, $P = 0,0004$) (**Tabla 2**).

La conectividad de la matriz espacial fue 28,7 % y la diversidad β ofreció un valor de 3,5 unidades de composición de especies de 31 posibles, lo cual equivale a una baja heterogeneidad (11,3 %). De igual modo, los valores de reemplazo absoluto y reemplazo relativo en la composición de especies a través de los sitios fueron muy poco intensos. El desglose de estas variables entre sitios costeros y cayos mostró valores de conectividad y diversidad beta semejantes, aunque los cayos exhibieron cifras algo superiores en cuanto a heterogeneidad y reemplazo relativo (**Tabla 3**).

La conectividad de las especies raras en la matriz espacial fue de sólo 5,9% y el de las poco frecuentes de 22,9%. Por su lado, las frecuentes exhibieron 47,7% de conectividad y las muy frecuentes 77,6%. La conectividad espacial de los endemismos (especies y subespecies endémicas) fue de 20,8%. El conjunto de los taxones no endémicos mostró una conectividad superior, equivalente a 31,9% (ver **Suplemento 1**). La composición de especies entre sitios costeros y cayos exhibió una disimilitud β baja ($\beta_{to} = 0,366$), equivalente a 65,4 % de similitud. Los valores de los componentes de diferencia en la riqueza de especies ($\beta_{ri} = 0,187$), de reemplazo de especies ($\beta_{re} = 0,179$) y la importancia relativa de cada uno ($Tri = 0,511$; $Tre = 0,489$), fueron semejantes. Lo anterior indica que las dos variables aportaron en proporciones equivalentes a la diferencia en la composición de especies entre ambos grupos de sitios.

TABLE 1. Variables de especies y sitios; sitios promedio/especies (SPE), riqueza de especies promedio/sitios (EPS), límites de confianza (LC) y coeficiente de variación (CV).

TABLE 1. Variables of species and sites; mean sites/species (SPE), mean species richness/sites (EPS), confidence limits (LC) and variation coefficient (CV).

| Variables | SPE | LC | CV | EPS | LC | CV |
|--------------|------|------------|-------|-------|-------------|-------|
| Matriz total | 9,00 | 7,5 - 10,3 | 91,30 | 38,70 | 32,2 - 45,6 | 49,90 |
| Costa | 7,00 | 5,5 - 7,6 | 89,30 | 42,40 | 34,8 - 50,1 | 41,30 |
| Cayos | 4,30 | 3,6 - 4,8 | 69,30 | 33,30 | 22,4 - 44,6 | 65,50 |
| Endemismos | 6,00 | 3,7 - 8,4 | 56,10 | 7,00 | 5,1 - 9,1 | 78,30 |

TABLA 2. Riqueza de especies (RE), número de endemismos (EE), especies raras (RA) y especies muy frecuentes (MF) en sitios costeros y cayos. Acrónimos ver Materiales y Métodos.

TABLE 2. Species richness (RE), endemisms number (EE), rare species (RA) and very frequent species (MF) in coastal sites and keys. Acronyms see Material and Methods.

| Sitios | RE | EE | RA | MF |
|--------------|----|----|----|----|
| MAR | 26 | 4 | 0 | 19 |
| MOS | 50 | 7 | 4 | 22 |
| BAN | 28 | 3 | 0 | 19 |
| SAL | 39 | 6 | 1 | 24 |
| CON | 22 | 2 | 0 | 16 |
| BHA | 56 | 11 | 5 | 25 |
| CHE | 56 | 7 | 5 | 24 |
| TRI | 35 | 4 | 2 | 21 |
| COJ | 34 | 10 | 6 | 17 |
| TME | 24 | 3 | 1 | 20 |
| SMA | 47 | 10 | 4 | 22 |
| BCI | 43 | 7 | 1 | 23 |
| GUA | 41 | 5 | 2 | 25 |
| BMA | 24 | 3 | 2 | 16 |
| RGU | 23 | 4 | 0 | 14 |
| PGU | 38 | 6 | 1 | 24 |
| CUV | 82 | 20 | 16 | 25 |
| CSD | 69 | 23 | 18 | 18 |
| PHI | 69 | 12 | 7 | 25 |
| Cayos | | | | |
| BRU | 34 | 4 | 0 | 18 |
| ESA | 39 | 5 | 1 | 20 |
| ENS | 33 | 4 | 0 | 12 |
| MAJ | 31 | 5 | 1 | 19 |
| CSM | 55 | 11 | 0 | 21 |
| CGU | 40 | 6 | 3 | 19 |
| CCO | 86 | 22 | 15 | 25 |
| PGR | 19 | 3 | 0 | 11 |
| ROM | 24 | 5 | 2 | 11 |
| CRUZ | 3 | 1 | 1 | 1 |
| GUJ | 10 | 2 | 0 | 8 |
| SAB | 28 | 4 | 0 | 14 |

TABLA 3. Valor de conectividad (Co), diversidad beta (βt), heterogeneidad (He) y diversidad beta de reemplazo absoluto (βra) y relativo (βrr) de la matriz global, sitios costeros y cayos.

TABLE 3. Connectivity value (Co), beta diversity (βt), heterogeneity (He) beta diversity of absolute (βra) and relative replacement (βrr) of global matrix, coastal sites and keys.

| Variables | Matriz global | Costa | Cayos |
|------------|---------------|-------|-------|
| Co | 28,7 | 34,7 | 35,4 |
| βt | 3,5 | 2,9 | 2,8 |
| He | 11,3 | 15,3 | 23,3 |
| βra | 2,5 | 1,9 | 1,8 |
| βrr | 8,3 | 6,1 | 5,8 |

SUBFAMILIAS

Las especies observadas en los sitios costeros pertenecieron a 18 subfamilias y en los cayos a 17. Existió correlación entre la riqueza de especies por subfamilias en las áreas de estudio con la del total de Cuba por subfamilias ($r_s = 0,78$, $P = 0,0001$). La riqueza de especies por subfamilias

varió entre 1 y 23; aquellas con más especies fueron: Coliadinae (24 especies), Hesperinae (21), Eudaminae (15) y Nymphalinae (15). Las subfamilias se distribuyeron entre 3 y 31 sitios, y en los sitios se observaron entre 3 y 18 subfamilias. El promedio de distribución de sitios por subfamilias fue 19,4 sitios (62,6 %) y el promedio de subfamilias por sitios fue 12 subfamilias (66,7 %) (**Suplemento 1, Tabla 4**).

TABLA 4. Número de subfamilias por sitios, interacciones (número total de presencias de cada subfamilia en el total de sitios), valor del índice de selectividad espacial y fuerza espacial de cada subfamilia.

TABLE 4. Number of subfamilies by sites, interactions (total of presences of each subfamily in all sites), value of spatial selectivity index, and spatial strength by subfamily.

| Subfamilias | Sitios | Interacciones | Selectividad | Fuerza |
|--------------|--------|---------------|--------------|--------|
| Eudaminae | 26 | 98 | 0,057 | 2,31 |
| Hesperinae | 29 | 224 | 0,038 | 5,26 |
| Pyrginae | 21 | 40 | 0,059 | 0,789 |
| Polyommatae | 27 | 79 | 0,033 | 2,1 |
| Theclinae | 23 | 54 | 0,059 | 1,22 |
| Apaturinae | 3 | 3 | 0,023 | 0,044 |
| Biblidinae | 10 | 23 | 0,17 | 0,39 |
| Charaxinae | 8 | 14 | 0,188 | 0,288 |
| Cyrestinae | 10 | 14 | 0,088 | 0,279 |
| Danainae | 21 | 32 | 0,089 | 1,1 |
| Heliconinae | 30 | 97 | 0,033 | 2,96 |
| Libytheinae | 4 | 4 | 0 | 0,057 |
| Limenitinae | 3 | 3 | 0,027 | 0,046 |
| Nymphalinae | 29 | 122 | 0,056 | 3,24 |
| Satyrinae | 31 | 31 | 0,023 | 1,27 |
| Papilioninae | 28 | 79 | 0,027 | 1,9 |
| Coliadinae | 31 | 235 | 0,017 | 6,38 |
| Pierinae | 29 | 50 | 0,019 | 1,36 |
| Riodinidae | 4 | 4 | 0,078 | 0,082 |

La composición de subfamilias entre sitios mostró un valor bajo de diversidad β (2,6 unidades de composición de 31 posibles), equivalente a 8,8% de heterogeneidad en la distribución de subfamilias y su riqueza de especies a través de la matriz espacial. Los valores de reemplazos absoluto y relativo fueron también muy bajos ($\beta_{ra} = 1,6 \%$, $\beta_{rr} = 5,3 \%$), lo cual indica homogeneidad elevada en la distribución de las subfamilias. La relación espacial de las subfamilias entre sitios resultó anidada de manera significativa (NODF observado = 85,0, $P < 0,005$).

La conectividad subfamilias/sitios fue elevada (70,9%); congruente con esto la selectividad por sitios fue muy poco intensa ($H2 = 4.7\%$), mientras que el nivel de robustez resultó muy elevado en esta relación espacial ($R = 93,6 \%$) (Fig. 2). Todas las subfamilias se comportaron como generalistas de sitios. Las subfamilias con más fuerza fueron Coliadinae y Hesperinae, seguidas por Nymphalinae y Heliconinae. De igual modo, los sitios exhibieron selectividad muy baja en cuanto a la presencia y riqueza de subfamilias. Los sitios con mayor fuerza fueron Canasí-Uveral, Canasí-Semideciduo, cayo Coco, península de Hicacos y Bosque de la Habana. (Tablas 4,5).

MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD SUBFAMILIAS-SITIOS

Se obtuvieron cuatro módulos en la combinación del número de especies por subfamilias entre sitios. El valor del coeficiente de modularidad fue bajo ($CM = 0,114$); la mayoría de las subfamilias (68,4 %) estuvieron representadas en los cuatro módulos (Suplemento 2). Los módulos fueron los siguientes:

M1. Bosque de la Habana, Tiscornia, Tarará-Mégano, Santa María, Boca Ciega, cayos las Brujas, Español Adentro, Ensenachos, Majá y Santa María. Las subfamilias más distintivas fueron Eudaminae y Hesperinae, ambas de Hesperidae, y Riordininae (Riodinidae).

M2. Mariel, costa Mosquito, río Banes, Salado, la Concha, costa Habana del Este, Guanabo, Brisas del Mar, Rincón de Guanabo más los cayos Cruz y Guajaba. Las subfamilias más distintivas fueron Theclinae (Lycaenidae) y las siguientes representantes de Nymphalidae: Danaina, Heliconinae, Nymphalinae y Satyrinae.

M3. Cojímar, Punta Guano y los cayos Guillermo, Paredón Grande, Romano y Sabinal. Las subfamilias distintivas fueron Polyommatae (Lycaenidae) y las dos subfamilias de Pieridae: Coliadinae y Pierinae.

M4. Canasí-Uveral, Canasí-Semideciduo, península de Hicacos y cayo Coco. Las subfamilias más distintivas fueron Pyrginae (Hesperidae), Papilioninae (Papilionidae) y las restantes subfamilias de Nymphalidae: Apaturinae, Biblidinae, Charaxinae, Crestinae, Libytheinae y Limenitinae.

La mayoría de los sitios (64,5%) se comportaron como buenos conectores entre módulos, según su número de especies por subfamilias; los sitios restantes fueron periféricos (Tabla 6). La composición en subfamilias de estos sitios tuvo la mayoría de sus conexiones dentro de sus propios módulos. De igual modo, la mayoría de las subfamilias (68,4%) fueron conectoras de módulos; la proporción restante fue periférica o ultra-periférica (Tabla 7).

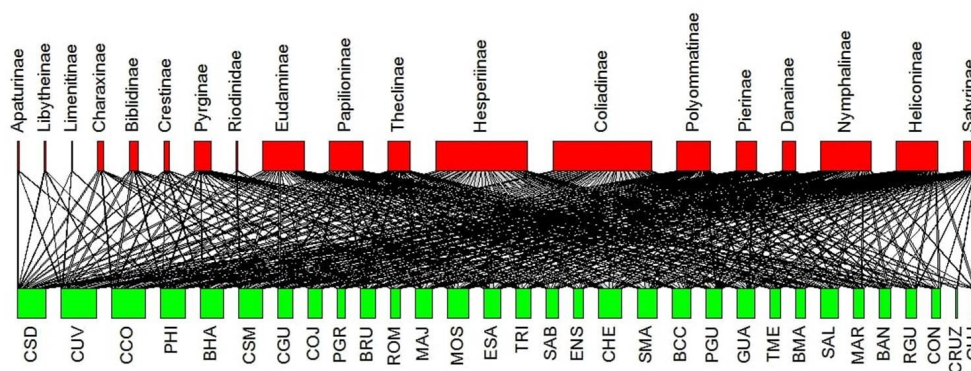


FIGURA 2. Red bipartita de número de especies de mariposas por subfamilias (nodos rojos) y sitios (nodos verdes). Líneas indican conexiones y su grosor la intensidad de las mismas; el tamaño de los nodos es proporcional con la cantidad de vínculos.

FIGURE 2. Bipartite network of butterfly species by subfamilies (red nodes) and sites (green nodes). Lines indicate connections and their thickness their intensity; nodes size proportional to number of links.

TABLA 5. Número de subfamilias por sitios, interacciones (número total de presencias de cada subfamilia por cada sitio), valor del índice de selectividad de los sitios por la presencia de cada subfamilia y *fuerza* espacial de cada sitio.

TABLE 5. Number of sites with presence of each subfamily, interactions (total of presences of each subfamily in all sites), value of subfamily selectivity index, and spatial strength by sites.

| Costa | Subfamilias | Intensidad | Selectividad | Fuerza |
|--------------|-------------|------------|--------------|--------|
| MAR | 10 | 26 | 0,023 | 0,253 |
| MOS | 13 | 50 | 0,022 | 0,672 |
| BAN | 11 | 28 | 0,061 | 0,349 |
| SAL | 12 | 39 | 0,013 | 0,416 |
| CON | 7 | 22 | 0,088 | 0,195 |
| BHA | 15 | 56 | 0,022 | 1,071 |
| CHE | 12 | 56 | 0,021 | 0,604 |
| TIS | 13 | 35 | 0,014 | 0,441 |
| COJ | 13 | 34 | 0,022 | 0,453 |
| TME | 10 | 24 | 0,023 | 0,246 |
| SMA | 11 | 47 | 0,031 | 0,452 |
| BCI | 12 | 43 | 0,022 | 0,428 |
| GUA | 12 | 41 | 0,019 | 0,453 |
| BMA | 11 | 24 | 0,022 | 0,283 |
| RGU | 10 | 23 | 0,039 | 0,241 |
| PGU | 12 | 38 | 0,021 | 0,411 |
| CUV | 18 | 82 | 0,043 | 2,31 |
| CSD | 17 | 69 | 0,067 | 2,05 |
| PHI | 17 | 69 | 0,018 | 1,41 |
| Cayos | | | | |
| BRU | 12 | 34 | 0,024 | 0,426 |
| ESA | 13 | 39 | 0,036 | 0,658 |
| ENS | 8 | 33 | 0,081 | 0,227 |
| MAJ | 13 | 31 | 0,044 | 0,658 |
| CSM | 15 | 55 | 0,023 | 0,982 |
| CGU | 14 | 40 | 0,014 | 0,481 |
| CCO | 17 | 86 | 0,024 | 1,65 |
| PGR | 10 | 19 | 0,095 | 0,342 |
| ROM | 10 | 24 | 0,096 | 0,316 |
| CRUZ | 3 | 3 | 0,21 | 0,068 |
| GUJ | 6 | 10 | 0,162 | 0,128 |
| SAB | 11 | 28 | 0,035 | 0,321 |

TABLA 6. Coordenadas de conectividad modular de los sitios, las cifras en negrita indican conectividad significativa de los sitios entre módulos.

TABLE 6. Coordinates of modular connectivity of sites, bold numbers indicate significant connectivity of sites among modules.

| Sitios | C | Z |
|--------|--------------|--------|
| MAR | 0.674 | -0.684 |
| MOS | 0.691 | 1.518 |
| BAN | 0.547 | 0.527 |
| SAL | 0.679 | 0.344 |
| CON | 0.573 | -0.796 |
| BHA | 0.604 | -0.323 |
| CHE | 0.684 | 1.546 |
| TIS | 0.713 | -0.819 |
| COJ | 0.686 | -1.329 |
| TME | 0.656 | 0.656 |
| SMA | 0.736 | -0.544 |
| BCI | 0.722 | -0.605 |
| GUA | 0.676 | 0.627 |
| BMA | 0.616 | -0.091 |
| RGU | 0.595 | -0.513 |
| PGU | 0.708 | 0.671 |
| CUV | 0.404 | 0.951 |
| CSD | 0.341 | 0.771 |
| PHI | 0.521 | -0.968 |
| | Cayos | |
| BRU | 0.454 | -0.415 |
| ESA | 0.629 | 1.333 |
| ENS | 0.705 | -0.644 |
| MAJ | 0.618 | 1.446 |
| CSM | 0.724 | 1.499 |
| CGU | 0.717 | 1.328 |
| CCO | 0.662 | -0.752 |
| PGR | 0.705 | -0.239 |
| ROM | 0.653 | -0.873 |
| CRUZ | 0.118 | -1.423 |
| GUJ | 0.453 | -1.055 |
| SAB | 0.711 | 0.443 |

TABLA 7. Coordenadas de conectividad modular de las subfamilias; cifras en negrita indican conectividad significativa de subfamilias entre módulos.

TABLE 7. Coordinates of modular connectivity of subfamilies; bold numbers indicate significant connectivity of subfamilies among modules.

| Subfamilias | <i>C</i> | <i>Z</i> |
|---------------|--------------|----------|
| Eudaminae | 0.657 | -0.087 |
| Hesperiinae | 0.676 | 1.04 |
| Pyrginae | 0.729 | 0.604 |
| Polyommatinae | 0.721 | -0.401 |
| Theclinae | 0.708 | -0.824 |
| Apaturinae | 0.00 | -0.851 |
| Biblidinae | 0.655 | 0.628 |
| Charaxinae | 0.498 | -0.027 |
| Cyrestinae | 0.659 | -0.482 |
| Danainae | 0.533 | -0.661 |
| Heliconinae | 0.663 | 0.705 |
| Libytheinae | 0.00 | -0.713 |
| Limenitinae | 0.479 | -1.066 |
| Nymphalinae | 0.649 | 1.411 |
| Satyrinae | 0.597 | -0.629 |
| Papilioninae | 0.735 | 1.907 |
| Coliadinae | 0.722 | 1.138 |
| Pierinae | 0.721 | -0.737 |
| Riodinidae | 0.263 | -0.953 |

DISCUSIÓN

COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA TAXONÓMICA DE LA MATRIZ ESPACIAL

Las 134 especies registradas equivalen a 73,1% del total de especies de mariposas de Cuba, lo cual constituye una representación elevada de este segmento de la fauna cubana. Los endemismos representan una proporción relativamente baja del total de Cuba (45,6%), pero estos se distribuyen sobre todo en zonas montañosas (Fontenla *et al.*, 2022; Mancina *et al.*, 2022). La composición global de especies se corresponde con mariposas asociadas sobre todo a terrenos llanos (Fontenla *et al.*, 2022; Mancina *et al.*, 2022). Desde una perspectiva físico-geográfica, las áreas que abarca la matriz espacial estudiada pertenecen a tipos de regiones físico-geográficas de llanuras (Mateo *et al.*, 2020). La riqueza de endemismos en la cayería decrece, representando 64.3% de las especies endémicas y 77.8% de las subespecies endémicas de los sitios costeros. Este patrón pudiera ser consecuencia de una combinación de dificultades de eventos dispersivos desde Cuba y disponibilidad de hábitats adecuados en la cayería.

La distribución promedio proporcional de las especies fue similar en los sitios costeros y la cayería, lo cual muestra una estructura composicional semejante. Los sitios más pobres en especies se corresponden con una combinación de cayos pequeños o más homogéneos ecológicamente. Los sitios costeros con menos especies están asociados a pequeñas áreas como playa la Concha, o ambientes muy modificados, tales como Mariel, Banes, Brisas del Mar y otros.

Entre los cuatro sitios con mayor riqueza en mariposas se registran 120 especies (89,6% del total). Estas cifras destacan su importancia dentro de este sistema espacial. Dos de las áreas con gran desarrollo turístico, península de Hicacos y cayo Coco, son parte de este grupo. Semejante riqueza en especies puede estar relacionada con la presencia de áreas protegidas en ambas áreas y la abundancia de plantas con flores dentro y en el entorno de las instalaciones hoteleras.

La predominancia de especies raras y poco frecuentes en la matriz espacial indica la presencia de metapoblaciones. Un porcentaje relativamente elevado de localidades (32 %) no presentó especies

raras. Con la excepción de cayo Santa María, el resto de los sitios sin especies raras, presentan baja riqueza total de mariposas. Por el contrario, la composición en mariposas de los sitios más pobres está constituida básicamente por especies muy frecuentes, lo cual sugiere la mayor adaptabilidad y resiliencia de estas últimas.

Las especies raras resultan importantes para evaluar la diversidad de un sitio, porque la manera de utilizar los recursos no es redundante, en contraste con las interacciones más generalistas de las especies más frecuentes (Francisco-Ramos y Arias-González, 2013; Marion *et al.*, 2015). Vermeij y Grosberg (2018) enfatizan que muchas especies raras pueden ser resistentes a la extinción. Por consiguiente, representan elementos típicos e inherentes a la diversidad y caracterización de un ensamblaje en un hábitat dado.

Lo anterior es aplicable a los endemismos; la mayoría de los endemismos son raros o poco frecuentes. Los únicos endemismos frecuentes en esta matriz espacial son *Battus polydamas cubensis* y *Pyrisitia dina dina*, observados en 17 y 16 sitios, respectivamente. Los únicos muy frecuentes son *Dryas iulia nudeola* y *Calisto herophile*, distribuidos en 29 sitios la primera y en todos los sitios la segunda especie. Los sitios con mayor riqueza de endemismos coinciden con ser también los de mayor riqueza total de especies. Tal relación pudiera indicar que los sitios con más especies y, por consiguiente, los que sustentan un número más elevado de endemismos, lo son porque poseen una diversidad superior de recursos y se encuentran mejor conservados.

Entre los cuatro sitios ya mencionados más ricos en especies se registran 37 especies raras, equivalentes a 74.0% del total de este tipo de especies en la matriz espacial en tan sólo 12,9 % de los sitios. Del mismo modo, 34 de los 36 endemismos (94,4 %) se encuentran entre estos sitios. Dicha composición subraya también la importancia de estos cuatro sitios, tanto por su riqueza de especies muy frecuentes como de especies raras y poco frecuentes, incluidos la gran mayoría de los endemismos de la matriz espacial.

Entre las especies observadas en 80 % o más del conjunto de sitios costeros y cayos se encuentran *Atalopedes mesogramma*, *Hemiargus ceraunus*, *Leptotes cassius*, *Agraulis vanillae*, *Dryas iulia*, *Heliconius charitonia*, *Calisto herophile*, *Eurema daira*, *Phoebis sennae* y *Ascia monuste*. La amplitud en la distribución espacial y la abundancia de las especies reflejan diferentes estrategias de vida (Ulrich y Zalewski, 2006). Las especies que pueden considerarse *núcleos* resultan frecuentes a escala local y regional (Hanski, 1982; Livinstong y Philpott, 2010). Las especies mencionadas suelen

ser frecuentes en estudios locales (Núñez y Barro, 2003; Núñez, 2012; Fontenla *et al.*, 2020; Fontenla y Fontenla, 2023; Gallardo-Capó *et al.*, 2023).

Este grupo de especies, junto con otras muy frecuentes, podría considerarse como las especies-núcleos de la matriz espacial, esenciales en la conectividad de esta. Como se observa en la matriz espacial, las especies muy frecuentes representan sólo 18,7% de la composición global de la matriz espacial, pero su conectividad es de 78%. Esta conectividad es muy superior a la de las especies raras (6 %), las poco frecuentes (23 %) o, incluso, a la de las frecuentes (48 %). Como la mayoría de los endemismos son especies raras o poco frecuentes, su conectividad en la matriz espacial es menos intensa (21 %) que la de los taxones no endémicos (33 %).

La diferencia en composición de especies en ambos grupos de sitios, costeros y cayos, es poco heterogénea, según muestran los valores bajos de diversidad beta y de reemplazo, tanto absoluto como relativo. Otra característica general es la distribución anidada significativa. Este patrón espacial resulta común en sitios homogéneos ecológicamente (Ulrich *et al.*, 2017). Todos los sitios de este estudio tienen un factor común que los homogeniza de manera relativa: cercanía a la costa o costa en sí misma. El anidamiento se asocia con la robustez en la composición de especies del sistema (Dehling, 2018; Ings y Hawes, 2018) y representa también un indicador de resiliencia (Marini, 2018). La estructura anidada resulta ventajosa en ambientes sometidos a perturbaciones aleatorias, frecuentes e intensas (Song *et al.*, 2017; Barrios, 2020; Baumgartner, 2020). Estos eventos ambientales, naturales o de origen antrópico, distinguen también a las áreas estudiadas. Es posible referir un ejemplo de lo señalado en la presente matriz espacial, caracterizada por su estructura anidada significativa.

Después del paso del huracán Irma en septiembre de 2017, no se observaron especies de mariposas, ni en ese mes, ni en octubre de 2017 en el sitio Costa este de la Habana. En el siguiente mes de noviembre, se registraron tres especies, y en diciembre 17 especies. Las tres especies avistadas en noviembre son muy frecuentes en esta matriz espacial. De las 17 especies observadas en diciembre, 13 son muy frecuentes y una frecuente en la matriz. En el mismo lugar, consecuencia de un frente frío severo, tampoco se observaron especies en enero de 2018. En el subsiguiente mes de febrero se observaron 19 especies, 15 de ellas muy frecuentes y las otras cuatro frecuentes en la matriz. Los valores de abundancia del ensamblaje tuvieron también una recuperación muy rápida (Fontenla, 2021).

Lo expuesto resalta la importancia de las especies muy frecuentes y frecuentes en la conectividad y resiliencia de la matriz espacial. Las especies raras

y poco frecuentes comienzan a recolonizar el sitio cuando este se encuentra más recuperado, ofreciendo de nuevo fuentes de alimento y refugio a orugas y adultos. Según [Marini et al. \(2018\)](#), cuando el sistema espacial está anidado, será afectado con probabilidad si el hábitat o sitio más rico en especies es removido. En contraste, la remoción de sitios pobres en especies que sólo interaccionan con unos pocos generalistas de sitios tiene menos probabilidad de acarrear efectos notables. Estas relaciones señalan la importancia de los cuatro sitios más ricos en especies, en especial cayo Coco.

SUBFAMILIAS, MODULARIDAD Y CONECTIVIDAD

Las especies de las áreas de estudio se incluyen en 19 de las 20 subfamilias de mariposas presentes en Cuba; la única subfamilia ausente fue Dismorphinae de la familia Pieridae. La única especie de esta subfamilia, el endemismo *Dismorphia cubana*, sólo se distribuye en los principales macizos montañosos de Cuba ([Mancina et al., 2022](#)). El patrón de riqueza de especies por subfamilias a través de la matriz espacial resulta similar al de Cuba en su totalidad. Las subfamilias con más especies en la matriz son Coliadinae, con 24 especies y 28 especies en Cuba total, Hesperinae (21-25), Eudaminae (15-17) y Nymphalinae (15-18). La excepción a esta relación es Satyrinae (1-19). Excepto *Calisto herophile*, la distribución del resto de las especies de esta subfamilia se limita a áreas montañosas o asociadas a ecosistemas específicos ([Mancina et al., 2022](#)).

Los sitios que presentan la mayor diversidad en subfamilias (17-18) son los cuatro con mayor riqueza en especies: Canasí Uveral, Canasí semideciduo, península de Hicacos y cayo Coco. En el conjunto de estos cuatro sitios se encuentran incluidas las 19 subfamilias presentes en la matriz espacial. No se observaron preferencias espaciales de consideración, ni en la totalidad de la matriz, ni por cada subfamilia en particular. La mayoría de las subfamilias tienden a estar presentes en la mayoría de los sitios como promedio. Esta estructura subraya la elevada conectividad de la matriz para este nivel de diversidad taxonómica. Los valores bajos obtenidos de diversidad beta y reemplazo, junto con la robustez elevada de los vínculos entre sitios, sugiere que, ante perturbaciones, la estructura por subfamilias mostraría resiliencia, conservando así un nivel elevado de diversidad taxonómica.

Un sitio tiene *fuerte* elevada si sustenta un número alto de taxones con gran dependencia por el mismo. Sitios con *fuerte* elevada tendrán una función importante en la preservación del paisaje o matriz espacial ([Marini et al., 2018](#)). Los cuatro sitios con mayor *fuerte*, coincidentes con los de mayor riqueza en especies y subfamilias, concentran,

tanto subfamilias de amplia distribución, como aquellas más restringidas en la matriz espacial. Tales propiedades resaltan, una vez más, la importancia de los mismos en la preservación de estos ambientes costeros.

Aunque se distinguen cuatro módulos, el coeficiente de modularidad resulta bajo. La mayoría de las subfamilias están presentes en los cuatro módulos, y la composición de todos estos se caracteriza por combinaciones conjuntas de sitios costeros y cayos. La modularidad refleja heterogeneidad del hábitat y de los recursos disponibles ([Olesen et al., 2007](#); [Saunders y Rader, 2019](#)). Por el contrario, la estructura de los módulos sugiere un nivel evidente de homogeneidad global en la composición y riqueza de subfamilias por sitios.

En las relaciones planta-animal, los módulos se organizan alrededor de una o dos especies de plantas ([Dupont y Olesen, 2009](#)). Así, permiten identificar nodos claves de plantas e insectos en el entramado de interacciones ([Wolti et al., 2017](#); [Torre et al., 2018](#); [Saunders y Rader, 2019](#)). En las relaciones taxones-sitios identificadas, no parecen existir sitios en particular que definan módulos. Esta configuración refleja selectividad espacial de baja intensidad en la presencia y riqueza en especies de las subfamilias a través de los sitios.

La mayoría de los sitios y subfamilias son buenos conectores entre módulos, lo cual refuerza la conectividad de la matriz espacial. Tres de los cuatro sitios del módulo M4 son malos conectores. Cayo Coco es el único buen conector entre módulos. Estos sitios son los de mayor riqueza en especies y subfamilias, pero concentran también subfamilias con baja riqueza específica y menos conexiones en la matriz.

A manera de conclusión, las características identificadas en la matriz espacial, tales como metapoblaciones, especies con distribución muy continuas, bajo recambio en la composición, tanto de especies como de subfamilias, anidamiento significativo, resiliencia, selectividad espacial y modularidad poco intensas, junto con robustez taxones-sitios muy elevada, permiten inferir que la misma se comporta como un corredor ecológico costero. Los corredores ecológicos mantienen metapoblaciones en una matriz espacial regional de conectividad y conservación. No obstante, incluso especies de amplia distribución pudieran extinguirse a ese nivel regional, consecuencia de la degradación ecológica de la matriz espacial ([Aparicio et al., 2006](#)). Los hábitats embebidos en matrices urbanas deben ser considerados especialmente sensibles a la disminución de su calidad por el impacto de malas prácticas en su uso y mantenimiento, situación que puede mejorarse con prácticas amigables de manejo ([Duran y Molina, 2020](#)). Tal es el caso de la mayoría de los sitios de la matriz espacial.

Entre las prácticas sugeridas, se recomienda la reducción de la siega de hierbas y otras plantas, recursos potenciales o funcionales efectivos para larvas y adultos de mariposas (Haaland 2017; Aguilera *et al.*, 2019; Pérez *et al.*, 2019). Cuando existen suficientes plantas y recursos de néctar, los sitios devienen refugios para estos insectos (Han *et al.*, 2021) y les otorga mayores posibilidades de adaptación ante cambios ambientales. Estas prácticas son esenciales para el mantenimiento de la conectividad entre parches ecológicos, al considerar que muchas especies de mariposas suelen dispersarse a través de corredores sólo mediante vuelos poco extensos (Voda *et al.*, 2016).

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.
- Aguilera, G., Ekroos, J., Persson, A. S., Petterson, L. B. y Öckinger, E. (2019). Intensive management reduces butterfly diversity over time in urban green spaces. *Urban Ecosystems*, 22: 335-344.
- Ángulo, 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 CICY10*: 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: *Ecological networks in the tropics* (W. Dattilo y V. Rico-Gray, eds.). <http://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0-3>.
- Aparicio, K., Candanedo, I., Martínez, R. y Delgado, F. (2006). *Sitio La Amistad, Panamá: conectando pisos altitudinales mediante corredores biológicos*. Panamá: The Nature Conservancy, 2006. 106p. ISBN 9962-8912-1-3.
- Barrios, Y. C. (2020). Las plantas y los polinizadores: mutualistas inmersos en una red compleja de interacciones. *Desde el Herbario CICY12*: 16-20.
- 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.
- 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.
- Buchholz, S. y Kowarik, I. (2019). Urbanisation modulates plant-pollinator interactions in invasive vs. native plant species. *Scientific Report*, 9:6375 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42884-6>.
- Calderón, J. M., Moreno, C. E. y Zuria, I. (2013). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 879-891.
- Carvalho J., Cardoso, P., Borges, P., Schmera, D. y Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122: 825-834.
- Chen, Y. y Schmera, D. (2015). Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *Proceeding of the National Academy of Science, USA* 112: E7161.
- Comay, O., Yejuda, O. B., Schwartz, R. y Benjamin, D. (2021). Environmental controls on butterfly occurrence and species richness in Israel: The importance of temperature over rainfall. *Ecology and Evolution*, 11:12035-12050.
- Dehling, D. M. (2018). The structure of ecological networks. En: W. Dattilo y V. Rico-Gray (Eds). En: *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. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0-3>.
- 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* DOI: <https://doi.org/10.1101/112540>.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., y Gruber, B. (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.
- Duran, J. y Molina, A. G. (2020). Colores urbanos: Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de Bogotá Región (Colombia). *Biota Colombiana*, 21: 2.
- Fallas-Madrigal, D. (2021). Diversidad de mariposas (Nymphalidae) como indicadores de la calidad de hábitat en el Cerro la Roca, Santa Cruz de León Cortés. *Ecología y Desarrollo Sostenible*, 2: 1-16.
- 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>.
- Fontenla, J. L. (1987). Aspectos comparativos estructurales de tres comunidades de mariposas (Lepidoptera, Rhopalocera) en Cuba. *Poeyana*, 337: 1-20.
- 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.

- 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. y Mancina, C. A. (2022). Estructura biogeográfica de los endemismos, de mariposas entre tipos de regiones físico-geográficas del archipiélago cubano. *Poeyana*, 513, 1-21.
- Fontenla, J.L., Fontenla, Y. Zayas, A. y Ricardo, N. (2023). Red de interacciones bipartitas de visitantes florales en Guanabo, Playas del Este, la Habana, Cuba. *Poeyana*, 514, 1-15.
- Fontenla, Y. (2021). *Two urban green spaces in Havana City as worthy habitats for butterfly conservation*. Université de Bourgogne Franche-Comté Master Behavioural Ecology and Wildlife Management Master dissertation, 2nd year Master program BEWM 2020-2021.
- Fontenla, Y. y Fontenla, J.L. (2023). Mariposas indicadoras ecológicas de un bosque urbano y una zona costera de la Habana, Cuba. *Poeyana*, 514, 1-12.
- Francisco-Ramos V. y Arias-González, J.E. (2013). Additive partitioning of coral reef fish diversity across hierarchical spatial scales throughout the Caribbean. *PLoS ONE*, 8 (10): e78761.
- 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. *Ecovida*, 11:1.
- Gallardo-Capó, M., Álvarez, Y., Catalá, A., Vázquez, G., Gálvez, T. Carreras, A., Mayet, C. y Daguerre, J. C. (2023). Listado preliminar de las mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) de Puerto de Boniato, Santiago de Cuba, Cuba. *Poeyana*, 514, 1-8.
- Gandhi, S. y 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.
- García, A. (2018). *Análisis del Establecimiento de Corredores Ambientales en el Partido de Magdalena, Provincia De Buenos Aires* Universitat Politècnica de València Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica y del Medio Natural. 2018 390pp
- Geena M. H., Kawahara, Y., Jaret C., Daniels, C., Bateman, C. y Scheffers, B. (2021). Climate change effects on animal ecology: butterflies and moths as a case study. *Biological Reviews*. 96 (5); 2113-2126. <https://doi.org/10.1111/brv.12746>.
- Girish J., Dharmaraj P., Rajesk, R. y Sushi, P. (2013). Watershed Organisation Trust. *Biodiversity and Adaptation to Climate Change*, 2nd Edition. Pp-22.
- Gizachew, G. (2022). The Role of Biodiversity in Adaptation to Climate Change: A Review *Applied Research in Science and Technology* 01(02): 55-70 2022.
- Guimera, R. y Amaral, L.A.N. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433, 895-900.
- Haaland, C. (2017). How to preserve a butterfly species within an urbanizing settlement and its surroundings: a study of the scarce copper (*Lycaena virgaureae* L.) in southern Sweden. *Journal of Insect Conservation*, 21: 917-927.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Han, D., Zhang, C., Wang, C., She, J., Sun, Z., Zhao, D., Bian, Q., Han, W., Yin, L., Sun, R. (2021). Differences in Response of Butterfly Diversity and Species Composition in Urban Parks to Land Cover and Local Habitat Variables. *Forests*, 12,140. <https://doi.org/10.3390/f12020140>.
- Hanski, I. (1982). Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. *Annal Zoologica Fennici*, 19: 65-73.
- Hees, J.R., y Fisser, R.A. (2001). Communicating clearly about conservation corridors. *Landscape and Urban Planning*, 55: 195-208.
- Hilty, J., Worboys, G.L., Keeley, A., Woodley, S., Lausche, B., Locke, H., Carr, M., Pulsford I., Pittock, J., White, J.W., Theobald, D.M., Levine, J., Reuling, M., Watson, J.E.M., Ament, R., y Tabor, G.M.* (2020). *Guidelines for conserving connectivity through ecological networks and corridors*. Best Practice Protected Area Guidelines Series No. 30. Gland, Switzerland: IUCN.
- Ings T. C., Hawes, J.E. (2018). The history of ecological networks. En: W. Dattilo y V. Rico-Gray (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.
- 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.
- Livingston, G. F. y Philpott, S. M. (2010). A meta-community approach to co-occurrence patterns and the core-satellite hypothesis in a community of tropical arboreal ants. *Ecological Research* DOI <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0738-7>.
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Moran, M., Octavio-Aguilar, P. Sánchez-Rojas, P. (2015). El área de

- distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 5: 3-19. <https://doi.org/10.15174/au.2015690>.
- Mancina, C.A., Núñez, R. y Neyra, B. (2022). *Mariposas de Cuba. Guía de Campo*. Editorial AMA. 241 pp. ISBN: 978-959-300-147-2.
- Marini, L., Bartomeus, I., Rader, R. y Lami, F. (2018). Species-habitat networks: Bridging applied ecology and network theory. *BioRxiv*. <http://dx.doi.org/10.1101/326041>.
- Marion, Z.H., Fordyce, J.A. y Fitzpatrick, B.M. (2015). Extending the concept of diversity partitioning to characterize phenotypic complexity. *The American Naturalist*, 186: 134-145.
- Martínez, C.; Mugica, M.; Castell, C.; de Lucio J. (2009). "Conectividad ecológica y áreas protegidas. Herramientas y casos prácticos". EUROPARC ESPAÑA.
- Martínez-Falcon, A., Martínez-Adriano, P. C. A. y Dattilo, C. A. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 265-283.
- Mateo, J. M., Celeiro, M., Acevedo, P., Hernandez, D. y Veranes, A. (2020). Los mapas de paisajes del Atlas Nacional de Cuba LX Aniversario. *Revista Cubana de Geografía*, 2: 1-14.
- Núñez, R y Barro, A. (2003). Composición y estructura de dos comunidades de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en Boca de Canasí, La Habana, Cuba. *Revista de Biología*, 17: 8-21.
- Núñez, R. (2014). Lepidoptera: Composición, distribución y aspectos ecológicos. En: *Fauna terrestre del archipiélago de Sabana-Camagüey, Cuba*. Eds. Daysi Rodríguez, Ángel Arias, Edwin Ruiz) pp: 101-122.
- Núñez, R. (2012). The butterflies of Turquino National Park, Sierra Maestra, Cuba (Lepidoptera, Papilionoidea). *Arxius de Miscelania Zoológica*, 10: 29-49.
- Olesen J. M, Bascompte J, Dupont L. y Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS* 104 (50): 19891-19896.
- Pereyra, L. y Moreno, C. (2013). Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 231-239.
- Pérez, J.H., Carneiro, E., Gaviria-Ortiz, F.G., Casagrande, M.M. y Mielke, O.H.H. (2019). Urban landscape influences the composition of butterflies in public parks and fragments in Southern Brazil Community. *Ecology*, 20: 291-300.
- 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/s11829-022-09925-w>
- Pulido, A., Marquez, A. L., Garcia-Barros. E. y Real, R. (2021). Metapopulation patterns of Iberian butterflies revealed by fuzzy logic. *Insects* 12: 392. <http://doi.org/10.3390/insects12050392>.
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rojas-Castro, H. y Araya-Crisostomo, S. (2019). Medidas de conservación ex situ: Un enfoque metapoblacional a partir del modelo clásico de Levins. *Gayana*, 83: 46-56.
- 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.
- Silva, R., Martínez, M.L., Moreno-Casasola, P., Mendoza, E., López-Portillo, J., Lithgow, D., Vázquez, G., Martínez-Martínez, R.E., Monroy-Ibarra, R., Cáceres-Puig, J.I., Ramírez-Hernández, A. y Boy-Tamborell, M. (2017). *Aspectos generales de la zona costera*. UNAM; INECOL. 54pp.
- Song, C., R., Rohr, P. y Saavedra, S. (2017). Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology*, DOI: <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.
- 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. *Oecologia*, 164: 853-860.
- 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.
- Ulrich, W. y Almeida-Neto, M. (2012). On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography*, 35: 1-7.
- Ulrich, W. y Zalewski, M. (2006). Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos*, 114: 338-348.
- Ulrich, W., Kryszewski, W., Sewerniak, P., Puchalka, R. y Gotelli, N. J. (2017). A comprehensive frame-

- work for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos*, 126: 1607-1616.
- Vermeij, G. J. y Grosberg, R. K. (2018). Rarity and persistence. *Ecology Letters*, 21, 3-8.
- Voda, R., Dapporto, L., Dinca, V., Shreeve, T. G., Khaldi, M. y Barech, G. (2016). Historical and contemporary factors generate unique butterfly communities on islands. *Scientific Reports*, 6: 28828. <http://doi.org/10.1038/srep2888>.
- Wang, W. L., Suman, D. O., Zhang, H. cH., Xu, Z. cB., Ma, F. Z. y Hu, S. J. (2022). Butterfly conservation in China: from science to action. *Insects*, 11: <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.
- Whittaker, R. J., Fernandez-Palacios, J. M., Matthews, T. J., Rigal, F. R., Kostas, A. y Triantis, K. A. (2018). Archipelagos and meta-archipelagos. *Frontiers of Biogeography*, 10.1-2, e41470. doi: <https://doi.org/10.21425/F5FBG41470>.

Conflictos de interés: Los autores declaran que no existen conflictos de interés.

Contribución de los autores: **Conceptualización:** J. L. Fontenla, Y. Fontenla. **Escritura del documento:** J. L. Fontenla, Y. Fontenla y C. A. Mancina. **Revisión y Edición:** J. L. Fontenla, Y. Fontenla y C. A. Mancina.