

COMPOSICIÓN Y MODULARIDAD DE LOS ENSAMBLAJES DE MARIPOSAS DE PLAYAS DEL ESTE, LA HABANA, CUBA

COMPOSITION AND MODULARITY OF THE BUTTERFLY ASSEMBLAGES OF PLAYAS DEL ESTE, LA HABANA, CUBA

JORGE LUIS FONTENLA^{1,✉}, YANNI FONTENLA¹, CARLOS A. MANCINA²

1. Dpto. de Zoología, 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.

2. Centro Nacional de Biodiversidad (CeNBio), Instituto de Ecología y Sistemática, La Habana, Cuba.

RESUMEN: Se registraron 59 especies de mariposas en 11 sitios de playas del Este, desde Tarará hasta Rincón de Guanabo. El elemento dominante del paisaje es el Complejo de Vegetación de Costa Arenosa, con áreas relictas de humedales, manglares y zonas con flora básicamente sinántropa. La matriz ambiental se caracteriza por urbanizaciones e intenso uso turístico. Se realizaron 125 visitas entre septiembre de 2014 y julio de 2019 a través de la cara posterior y la zona adyacente de postduna. La distancia lineal recorrida entre sitios varió desde 330 m hasta 1500 m. Los sitios con más especies fueron Tropicoco (43), Boca Ciega Cancha (41) y Guanabo (32). Las familias más representadas fueron Hesperidae (20 especies), Nymphalidae y Pieridae (15 especies cada una). Las más representadas a nivel nacional fueron Pieridae (42,9 % del total de especies de Cuba) y Hesperidae (36,4 %). Las especies más frecuentes (10 - 11 sitios) fueron: *Agraulis vanillae*, *Anartia jatrophae*, *Calisto herophile*, *Eurema daira*, *Leptotes cassius*, *Phoebis sennae* y *Pyrisitia nise*, y las más abundantes *Nathalis iole*, *E. daira* y *P. nise*. La conectancia espacial fue elevada (43 %), con asociación especies/sitios muy robusta (96 %). El patrón general espacial entre sitios exhibió una configuración anidada significativa y modular, con cuatro módulos. Se distinguieron dos sitios fuentes o nodales: Tropicoco y Boca Ciega Cancha, los cuales presentan la mayor riqueza de especies combinada del paisaje (83 %), así como elevada complementariedad, al contener el mayor número de especies poco frecuentes (62%) y compartir tan solo 25% de las mismas.

PALABRAS CLAVE: dunas arenosas, anidamiento, módulos, robustez.

ABSTRACT: There were 59 butterfly species were found among 11 sites of playas del Este, from Tarará to Rincón de Guanabo. The dominant element of this landscape is the Vegetation Complex of Sandy Coast, with relict areas of wetlands, mangrove forests and terrains cover of flora basically sinantropo. The environmental matrix is characterized by urbanizations and intense tourist activities. There were accomplished 125 visits between September, 2014 and July, 2019. The lineal distance travelled among sites varied from 330 m to 1500 m. The richest species sites were Tropicoco (43), Boca Ciega Cancha (41) and Guanabo (32). The family with the greater number of species was Hesperidae with 20, followed by Nymphalidae and Pieridae both with 15 species each. The best represented families at national level were Pieridae (42.9% of Cuba species total) and Hesperidae (36.4%). The most frequent species (10 - 11 sites) were *Agraulis vanillae*, *Anartia jatrophae*, *Calisto herophile*, *Eurema daira*, *Leptotes cassius*, *Phoebis sennae* and *Pyrisitia nise*, and the most abundant *Nathalis iole*, *E. daira* and *P. nise*. Fill matrix was high (43 %), with high robustness (96 %) in the species/sites association. The general spatial pattern among sites exhibited a significant nested configuration, and also modular with four modules. There were distinguished two sources or nodal sites: Tropicoco and Boca Ciega Cancha, which support the highest combined species richness (89 %) and high complementarity, these contain the highest number of less frequent species (62 %) and share only 25 % of them.

KEY WORDS: sandy dunes, nestedness, modules, robustness.

✉ Jorge Luis Fontenla
fontenla@ecologia.cu

Recibido: 05 de octubre de 2020

Aceptado: 17 de noviembre de 2020



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



<https://eqrcode.co/a/iulGEH>

INTRODUCCIÓN

Las mariposas realizan funciones ecológicas cruciales, al representar recursos alimentarios para una gran variedad de vertebrados e insectos depredadores (Bonebrake *et al.*, 2010; Ramírez-Restrepo y MacGregor-Fors, 2016) y constituir polinizadores primarios (Ghazanfar *et al.*, 2016; Coral-Acosta y Pérez-Torres, 2017) o secundarios (Martínez-Adriano *et al.*, 2018). Como consecuencia de sus períodos de desarrollo breves, movilidad relativamente elevada y preferencias específicas de hábitats, las mariposas reaccionan de manera rápida ante cambios ambientales (Lee *et al.*, 2015, Sharma y Sharma, 2017), por lo que se consideran indicadores confiables de la salud o la calidad ambiental de sus ambientes (Drewniak *et al.*, 2016; Trivellini *et al.*, 2016).

Las urbanizaciones tienden a homogeneizar el ambiente físico y conllevan a la fragmentación de hábitats, causa fundamental de la degradación y el declive de la diversidad biológica terrestre en sentido amplio y en particular de la diversidad de mariposas (Gandhi y Kumar, 2015; Lee *et al.*, 2015). No obstante, se reconocen las áreas urbanas como espacios para promover la diversidad biológica (Busse *et al.*, 2013), dado que pueden sustentar poblaciones de diversos tipos de organismos al incrementar la heterogeneidad ambiental en espacios muy reducidos (Olivier *et al.*, 2015; Sobczyk *et al.*, 2017).

Las playas arenosas al este de la Habana se encuentran embebidas en una matriz urbana. El ecosistema original en la actualidad se encuentra altamente degradado y fragmentado, debido al desarrollo de construcciones, incluso sobre el eje de dunas. Las acciones relacionadas con la preservación de las comunidades de plantas de costa arenosa son aún insuficientes (Mohanta y Behera, 2018). No obstante, en años recientes, algunos sectores del sistema ecológico de playas del Este han sido beneficiados por acciones de restauración, tales como la reconstrucción física del sistema de dunas y la siembra de especies vegetales estabilizadoras de estas.

En este escenario, el conocimiento de la composición y estructura de los ensamblajes de mariposas podría ser útil para evaluar y monitorear las acciones de restauración ecológica que se realizan en estos hábitats costeros. Es de esperar que un incremento en la riqueza y densidad de las poblaciones de mariposas esté asociado al incremento de la diversidad vegetal y de otros grupos de polinizadores dentro de las áreas restauradas en sentido general (Fileccia *et al.*, 2015; Ghazanfar *et al.*, 2016).

Los ensamblajes poseen propiedades emergentes básicas, tales como conectancia (llenado de matriz), anidamiento (encajamiento) y modularidad. La conectancia refleja la cohesión del sistema de conexiones, ya sea de especies-recursos, especies-sitios o especies-tiempo. Esta variable mide la proporción observada de incidencias de la matriz en relación con el número de incidencias totales posibles (Landi *et al.*, 2018). Un valor elevado de conectancia indica que la estructura de conexiones tiene propiedades redundantes, al interaccionar cualquier especie con una cantidad importante de sitios o recursos del sistema. La conectancia se asocia de manera positiva con la estabilidad. Ante la pérdida de especies, un nivel elevado de conectancia implica un impacto negativo menor en la estructura del ensamblaje.

Un patrón anidado se observa cuando las especies poco frecuentes, o presentes en sitios menos ricos en especies, tienden a encontrarse en sitios con especies de amplia distribución y de mayor riqueza específica (Ulrich y Almeida-Neto, 2012; Ulrich *et al.*, 2017). La composición espacial asimétrica de un patrón anidado facilita que los efectos de una perturbación sean mínimos, al no existir una dependencia elevada entre los componentes del sistema por sitios o recursos en particular (Bell *et al.*, 2017; Song *et al.*, 2017). El anidamiento se asocia de manera positiva con la estabilidad, la persistencia y la robustez del sistema de conexiones (Moreira *et al.*, 2015).

La modularidad consiste en la existencia de módulos en un sistema de referencia. Un módulo es una combinación de sitios con una combinación de especies distintivas, que difiere de la combinación de especies de otros módulos (Borthagaray *et al.*, 2018). La estructura modular mitiga la pérdida de diversidad biológica ante perturbaciones, y su ausencia pudiera desestabilizar las redes ecológicas (Dupont y Olesen, 2009). La modularidad se encuentra asociada de manera positiva con la robustez del sistema, al reducir riesgos de extinción local (Grilli *et al.*, 2016). Se ha observado que los grupos de especies que integran los módulos exhiben respuestas similares frente al ambiente (Borthagaray *et al.*, 2018), por lo que permiten identificar componentes claves en los sistemas estudiados (Dormann y Strauss, 2014).

Hasta el presente, no existe información publicada sobre los ensamblajes de mariposas que habitan las Playas del Este. El objetivo de este estudio es analizar la composición de especies de mariposas en esta región y determinar el nivel de conectancia, así como la posible existencia de un patrón de distribución espacial anidado y modular.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO Y OBSERVACIONES

Las playas del Este son parte de la costa norte de la isla de Cuba y se encuentran a 12 km al ENE de la bahía de La Habana; agrupan un conjunto de playas arenosas a lo largo de 15 km entre Bacuranao y el Rincón de Guanabo (CNNG, 2000). En esta franja costera se encuentran las desembocaduras de los ríos Tarará, Itabo, Guanabo y Peñas Altas, en donde existen áreas relictas de manglares y sistemas de lagunas interiores (Álvarez y Ricardo, 2009). La laguna del Cobre-Itabo y el Rincón de Guanabo ostentan la categoría de Paisaje Natural Protegido.

La vegetación característica de esta región es el Complejo de Vegetación de Costa Arenosa (Capote y Berazaín, 1989; Ricardo et al., 2009), con predominio de plantas herbáceas rastreras de las especies *Canavalia rosea* e *Ipomea pes-caprae* y arbustos de *Coccoloba uvifera*, los que delimitan la cara posterior de las dunas y postdunas. El paisaje exhibe diversas urbanizaciones, aunque existen fragmentos que conservan componentes naturales, tales como pequeños humedales, manglares y diferentes tipos de asociaciones vegetales (Álvarez y Ricardo, 2009, 2011; Ricardo y Cuervo, 2016). El elemento dominante de un paisaje se determina según su superficie, conectividad con otros elementos y función en la dinámica del paisaje (Vila et al., 2006). El complejo de vegetación mencionado sería dicho elemento, dadas su ubicuidad y su papel estabilizador y resiliente para las dunas (Álvarez y Ricardo, 2009, 2011).

El estudio se realizó entre septiembre de 2014 y julio de 2019 en los siguientes sitios de playas del Este según la dirección W→E: 1. Tarará (TAR). 2. Mégano (MEG). 3. Tropicoco (TCC). 4. Atlántico-

Caribe (ATC). 5. Mi Cayito-Itabo (MCI). 6. Boca Ciega Itabo (BCI). 7. Boca Ciega Cancha-Marbella (BCC). 8. Guanabo (GUA). 9. Veneciana (VEN). 10. Brisas del Mar (BMA). 11. Rincón de Guanabo (RGU) (Fig. 1).

BREVE CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS

1. Tarará (TAR). Dunas poco desarrolladas, postduna con escasa vegetación con parches aislados de *C. uvifera* y presencia de construcciones. (Fig. 2A). 2. Mégano (MEG). Dunas bajas con área de postduna heterogénea, compuesta por matorrales, árboles y una combinación de especies típicas de suelo arenoso junto con especies oportunistas. (Fig. 2B). 3. Tropicoco (TCC). Área restaurada con buen desarrollo físico de la duna y su vegetación característica, más un área natural con sistema de dunas doble y buen desarrollo de la vegetación; postduna con vegetación herbácea, palmeras *Sabal palmetto* y construcciones diversas. (Fig. 2C). 4. Atlántico-Caribe (ATC). Dunas y vegetación bien desarrollada en algunos espacios, y otros con construcciones y ruinas sobre las dunas; postduna con vegetación herbácea, presencia de *S. palmetto* y urbanizaciones. (Fig. 2D). 5. Mi Cayito-Itabo (MCI). Dunas y vegetación bien desarrollada, postduna con vegetación de costa arenosa y *C. uvifera*, plantas invasoras y oportunistas, con viaducto adyacente al sistema lacustre el Cobre-Itabo. (Fig. 2E). 6. Boca Ciega Itabo (BCI). Área restaurada, con buen desarrollo físico de las dunas y su vegetación típica; postduna con viaducto, urbanizaciones y área baja inundable, asociada al sistema lacustre. (Fig. 2F). 7. Boca Ciega Cancha (BCC). Cara posterior de la duna doble, postduna baja inundable con predominio de Poaceae, Cyperacea y especies como *Spilanthes urens*. (Fig. 2G). 8. Guanabo (GUA). Algunos tramos con la cara posterior de la duna y la postduna con

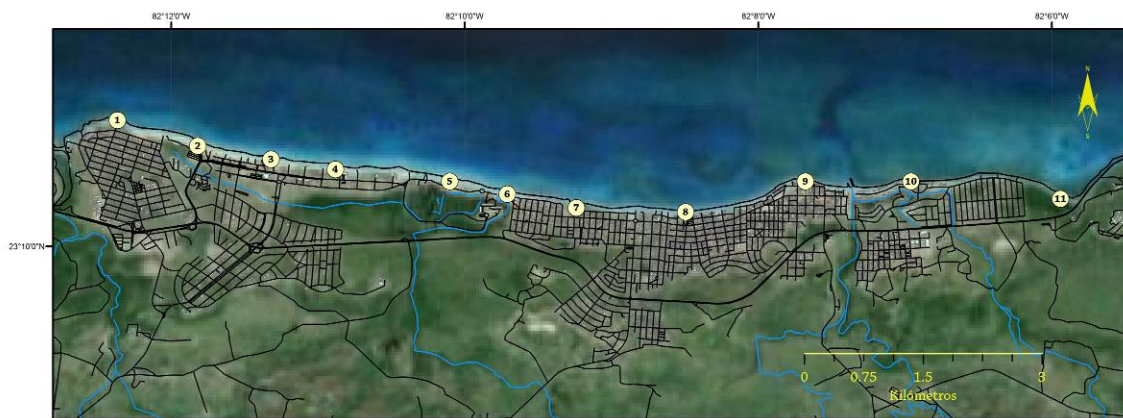


FIGURA 1. Sitios de observación de Mariposas en playas del Este, La Habana. 1. Tarará. 2. Mégano. 3. Tropicoco. 4. Atlántico-Caribe. 5. Mi Cayito-Itabo. 6. Boca Ciega Itabo. 7. Boca Ciega Cancha. 8. Guanabo. 9. Veneciana. 10. Brisas del Mar. 11. Rincón de Guanabo.

FIGURE 1. Observation sites of butterflies in playas del Este, Havana



FIGURA 2. Vistas de sitios de observación. A. Tarará. B. Mégano. C. Tropicoco. D. Atlántico-Caribe. E. Mi Cayito-Itabo. F. Boca Ciega Itabo. G. Boca Ciega Cancha. H. Guanabo. I. Brisas del Mar.

FIGURE 2. Views of observation sites. A. Tarará. B. Mégano. C. Tropicoco. D. Atlántico-Caribe. E. Mi Cayito-Itabo. F. Boca Ciega Itabo. G. Boca Ciega Cancha. H. Guanabo. I. Brisas del Mar

árboles, arbustos y Poaceae; en sentido general, presenta dunas modificadas o destruidas por urbanizaciones. Existen parches con elementos originales, tales como colonias de *Borrchia arborecens* y otras especies típicas del complejo de vegetación. (Fig. 2H). 9. Veneciana (VEN). Playa con barras de arena y zonas posteriores con construcciones o áreas con poaceas y vegetación espontánea o introducida. 10. Brisas del Mar (BMA). Playa con barras de arena y zona posterior inundable con construcciones o áreas con predominio de ciperaceas y parches de arena con vegetación típica y espontánea. (Fig. 2I). 11. Rincón de Guanabo (RGU). Playa con barra de arena, vegetación característica del complejo y postduna compuesta por manglar y parches pequeños de vegetación espontánea.

Las observaciones de mariposas se realizaron mediante recorridos por la cara posterior y la zona inmediata de la postduna. El número de visitas a cada sitio osciló entre 5 y 26, para un total de 125 visitas efectuadas entre las 9:00-13:00 horas. La distancia recorrida entre sitios varió entre 330 m y 1 500 m en línea recta, con un total aproximado de 7 921 m recorridos de manera reiterada a través del paisaje. Como uno de los objetivos fundamentales de este estudio fue maximizar la riqueza por sitios, solo se registró la presencia y no se contabilizó la cantidad de veces en que la especie fue observada. Las mariposas observadas o fotografiadas se identificaron en base a [Alayo y Hernández \(1987\)](#) y [Smith et al. \(1994\)](#); para el tratamiento taxonómico se siguió a [Warrent et al. \(2020\)](#).

ANÁLISIS DE DATOS

La riqueza observada de especies se evaluó mediante dos estimadores no paramétricos, el modelo homogéneo, que asume probabilidades de detección semejantes entre especies y el de cobertura basado en incidencia (ICE), que asume probabilidades heterogéneas de detección entre especies. Estos modelos son posibles de utilizar si el coeficiente de variación de las especies poco frecuentes (CV infr.) resulta $\leq 0,80$. Los estimadores fueron calculados mediante el programa SPADE (Chao y Shen, 2009).

Los límites de confianza (LC) de las frecuencias de especies entre todos los sitios y la riqueza de especies por sitios, se calcularon mediante el método de percentil ajustado con 10 000 iteraciones de Bootstrapping. Se consideraron como especies *raras o escasas* aquellas observadas en un número de sitios por debajo del valor inferior del LC, *frecuentes* las observadas dentro de los límites, y *muy frecuentes* a las observadas en un número de sitios por encima del límite superior. Los límites de confianza fueron estimados mediante el programa PAST (Hammer et al., 2001).

Se determinó el llenado de matriz o conectancia (C), según la fórmula: $C = L / M \times S$, donde L es el número observado de incidencias especies/sitios, M es el número de especies de mariposas y S es el número de sitios. Se estimó la robustez de las relaciones especies/sitios (R), según una simulación que determina la proporción de sitios que deberían ser removidos para que se extingan el 50 % de las especies observadas; los valores de R varían entre 0 y 1 (Antoniazzi et al., 2018; Landi et al., 2018). Estas variables se calcularon con el paquete “Bipartite” sobre R 3.5.1 (R Core Team, 2018).

El nivel de anidamiento se calculó mediante el índice NODE, el cual computa la superposición entre pares de especies y su llenado decreciente en la matriz. El programa utilizado fue *NODF* (Ulrich, 2010). Estos valores resultan significativos si el coeficiente de tamaño estandarizado (SES) es $\geq -2,0$. El modelo nulo utilizado fue el fijo-fijo, muy poco propenso a producir errores de Tipo I (Ulrich y Almeida-Neto, 2012).

El número de módulos, el coeficiente de modularidad y la composición de especies distintivas, se determinaron mediante MODULAR (Marquitti et al., 2014) con la métrica Q de Newman y el algoritmo de enfriamiento simulado (*simulated annealing*). Se utilizaron los máximos valores de sus opciones para lograr la mejor optimización posible. Se efectuaron 100 iteraciones de los dos modelos nulos implícitos en el programa, que ofrecen las proporciones esperadas con valor de modularidad superior al de la

red original observada. Se calculó, *a posteriori*, la modularidad realizada, según $Q'R = [(2 \times W)/L] - 1$. W es el número de conexiones dentro de los módulos y L es el número total de conexiones de la matriz de especies por sitios. El índice toma valor de 1 cuando los módulos están desconectados por completo y valores negativos si existen más interacciones entre módulos que dentro de ellos (Delmas et al., 2018).

RESULTADOS

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

Se observaron 59 especies pertenecientes a cinco de las seis familias de mariposas de Cuba (Anexo 1). El coeficiente de variación de las especies menos frecuentes fue 0,681. El estimador homogéneo de riqueza ofreció un valor de 62,9 especies esperadas (LC: 60,3 - 70,7) y el estimador ICE produjo un valor de 70,7 especies esperadas (LC: 63,5 - 89,1). Por consiguiente, el número de especies observadas osciló entre 83,5 % - 93,4 % de las esperadas. El endemismo estuvo representado por dos especies y cinco subespecies, lo cual constituyó 5,1 % y 15,2 %, respectivamente, del endemismo específico y subespecífico totales de las mariposas del archipiélago cubano.

La distribución promedio de las especies a través del paisaje fue 4,7 sitios (42,7 % de los sitios). La mayoría de las especies observadas fueron raras (44,1%), al estar distribuidas entre 1 - 3 sitios. Las especies muy frecuentes (7 - 11 sitios) y frecuentes (4 - 6 sitios) exhibieron proporciones respectivas semejantes (28,8 % y 27,1 %). Las especies con mayor distribución a través del paisaje (10 - 11 sitios) fueron *Agraulis vanillae*, *Anartia jatrophae*, *Calisto herophile*, *Eurema daira*, *Leptotes cassius*, *Phoebis sennae* y *Pyrasis nise* (Anexo 1, Fig. 3).

La mayor riqueza de especies correspondió a la familia Hesperiidae, seguida por Nymphalidae y Pieridae con igual número de especies y, por último, Lycaenidae y Papilionidae. La representatividad en el paisaje con relación al total de especies de la cada familia en Cuba exhibió un patrón diferente. La familia mejor representada fue Pieridae, seguida por Hesperiidae, Papilionidae, Lycaenidae y Nymphalidae. No existió relación significativa entre el número de especies observadas por familia y el total de especies de estas en Cuba ($r_s = 0,82$; $p = 0,13$). La proporción observada de especies de Hesperiidae estuvo por encima del límite superior de confianza, mientras que en la representatividad nacional por familias, la proporción de Pieridae en el paisaje estuvo por encima de dicho límite (Tabla 1).

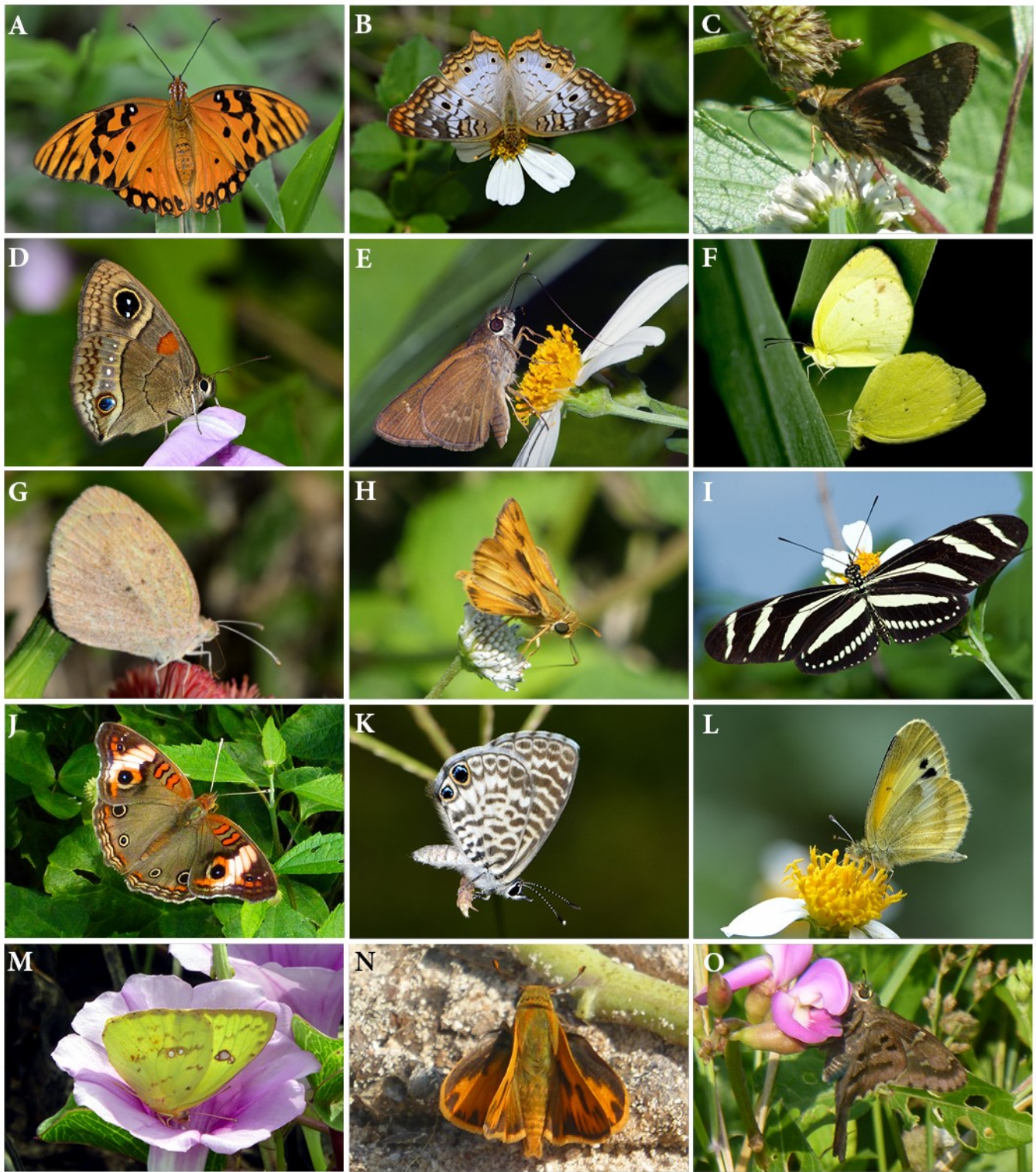


FIGURA 3. Especies de mariposas más frecuentes de Playas del Este. A. *Agraulis vanillae*, B. *Anartia jatrophae*, C. *Atalopedes mesogramma*, D. *Calisto herophile*, E. *Cymaenes tripunctus*, F. *Pyrisitia nise*, G. *Eurema daira*, H. *Hylephila phylaeus*, I. *Helichonius charitonia*, J. *Junonia zonalis*, K. *Leptotes cassius*, L. *Nathalis iole*, M. *Phoebis sennae*, N. *Polites baracoa* y O. *Urbanus proteus*.

FIGURE 3. Most frequent butterfly species from playas del Este, Havana

TABLA 1. Número de especies de mariposas por familias y su proporción (%PE) en playas del Este. Número total de especies en Cuba por familia (Total) y proporción del total observada en PE (% Total). Valor promedio y límites de confianza de las proporciones (LC).

TABLE 1. Butterfly species number by family and their proportion (%PE) in playas del Este. Total species number by family in Cuba (Total) and total proportion observed in PE (%Total). Mean values and confidence limits of proportions (LC).

Familias	Observadas	% PE	Total	% Total
Hesperiidae	20	33,90	55	36,40
Lycaenidae	5	8,50	19	26,30
Nymphalidae	15	25,40	74	20,30
Papilionidae	4	6,80	13	30,80
Pieridae	15	25,40	35	42,90
LC		20,0 (10,9 - 28,8)		31,3 (24,5 - 37,9)

Los sitios con mayor riqueza de especies (> 31) fueron TCC (72,9 % del total de especies), BCC (69,5 %) y GUA (54,2 %), y los de menor riqueza (< 19) fueron ATC (30,5 %), TAR (22,0 %) y VEN (15,2 %). Se observó una relación inversa significativa entre la riqueza de especies de los sitios y su proporción de especies muy frecuentes ($r_s = -0,93$; $p = 0,0005$). Los sitios con mayor proporción de especies raras estuvieron entre los de mayor riqueza específica, aunque esta relación no fue significativa ($r_s = 0,58$; $p = 0,07$) (Anexo 1, Tabla 2).

No se observó una relación significativa entre la riqueza de especies por sitios y la distancia recorrida en los mismos ($r_s = 0,02$; $p = 0,95$), pero sí se observó significativa y positiva entre la riqueza de especies por sitios y el número de visitas ($r_s = 0,77$; $p = 0,009$) (Anexo 1).

ESTRUCTURA ESPACIAL

El llenado de matriz o conectancia espacial representó 42,8 % de todos los vínculos posibles (278 observados de 649 posibles) entre especies y sitios (Anexo 1). La robustez de la composición de mariposas en esta matriz fue muy elevada ($R = 96,0\%$) y su estructura mostró un nivel de anidamiento significativo ($NODF = 67,4$; $SES = -3,5$).

Se determinaron cuatro módulos espaciales en la composición de especies en el paisaje, cuyo coeficiente de modularidad obtuvo un valor de 0,19. Los resultados de los modelos nulos fueron 75,0 % y 88,0 %, respectivamente, lo cual señala que la modularidad observada fue inferior a la esperada. La composición de sitios de los módulos fue la siguiente:

TABLA 2. Riqueza de especies (S), porcentaje de especies muy frecuentes (MF) y raras. Valor promedio y límites de confianza (LC).

TABLE 2. Species richness (S), percentage of very frequent species (MF) and rare species. Mean values and confidence limits (LC).

Sitios	S	MF %	Raras %
TAR	13	84,6	7,7
MEG	24	62,5	13,3
TCC	43	39,5	27,9
ATC	18	72,2	0
MCA	28	60,7	14,3
BCI	26	57,7	7,7
BCC	41	41,5	19,5
GUA	32	46,9	18,7
VEN	9	66,7	16,7
BMA	21	61,9	9,5
RGU	23	65,5	21,7
LC	25,3 (19,4 - 31,3)	60,0 (52,6 - 67,5)	14,3 (9,7 - 18,5)

I. TAR-MEG-VEN-RGU (TMVR) II. TCC III. ATC-MCI-BCI-BMA (AMBB). IV. BCC-GUA (BCGU) (Tabla 3). La modularidad *a posteriori* produjo un resultado negativo (-0,80), indicando que la mayor parte de los vínculos se realizan entre módulos, no de manera exclusiva dentro de los mismos. Este último tipo de vínculo representó 27,1 % de las conexiones totales de los módulos.

La riqueza de especies de los módulos TCC y BCGU representó entre 73 % y 76 % de la riqueza total del paisaje, mientras que las especies que los definen se distribuyeron como promedio entre 16% y 32% de los sitios. La mayoría de las especies menos frecuentes (65,4 %) caracterizaron a uno u otro de estos dos módulos. Por otra parte, la riqueza de especies de los módulos restantes, TMVR y AMBB, representó entre 59 % y 63 % de la total del paisaje. Sus especies características se distribuyeron entre 54 % y 56 % de los sitios. Todas las especies muy frecuentes del paisaje definieron a uno u otro de estos dos módulos. En resumen, dos de los módulos determinados se caracterizaron por su mayor riqueza y la distribución más restringida de sus especies distintivas. Por el contrario, los otros dos módulos se caracterizaron por una riqueza de especies menor y por la mayor distribución promedio por sitios de las especies que los definen (Tabla 4).

DISCUSIÓN

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

El valor observado de riqueza de especies es muy semejante a los valores estimados. La cifra observada de 59 especies puede considerarse elevada, al tratarse de un paisaje con una vegetación relativamente homogénea como elemento dominante. En adición, este paisaje está sometido a un intenso impacto ambiental de origen antrópico. Como tendencia, localidades cubanas en ambientes mejores conservados exhiben valores semejantes o superiores de riqueza de especies, cuya gama comprende, desde 41 (Matthews *et al.*, 2012) hasta 117 especies (Bermúdez *et al.*, 2016).

El bajo endemismo específico y subespecífico observado fue de esperar, tratándose de hábitats abierto con elevada perturbación antrópica. El endemismo de la flora en playas del Este es también muy bajo, con presencia considerable (>70 %) de elementos sinántropos (Ricardo y Cuervo, 2016). Posiblemente la combinación de estos factores físicos y florísticos inciden en la baja representación de formas endémicas de mariposas (Núñez y Barro, 2003; Azor y Barro, 2014).

Otras observaciones en localidades donde predomina el complejo de vegetación de costa arenosa y rocosa sugieren cifras inferiores de riqueza

de especies; pero las mismas comprenden períodos de tiempo y extensiones espaciales menores a las del presente estudio. Por ejemplo, Fontenla (1987) observa 50 especies al oeste de la desembocadura del río Guajaibón, Artemisa, Hernández *et al.* (1994) registran 21 especies en la Península de Guanahacabibes, y Fontenla (2019) menciona la presencia de 48 especies al este de la Bahía de La Habana.

La mayor representación de especies de las familias Nymphalidae y Hesperidae en diversas localidades y hábitats es un patrón típico tanto de Cuba (Fontenla, 1992) como del Neotrópico en sentido global (Francini *et al.*, 2011; Drownak *et al.*, 2016). En otras localidades costeras o de hábitats abiertos se observa el mismo patrón de playas del Este, con miembros de la familia Pieridae como los más representados o abundantes (Fontenla 1992; Fontenla, 2019). Esta familia está compuesta, en su mayoría, por especies heliofílicas (Emmel y Austin, 1990), una característica que pudiera explicar su riqueza y abundancia en ambientes abiertos.

MacDonald *et al.* (2017) exponen que la riqueza de especies se incrementa con el área de muestreo. En playas del Este no se observa relación significativa entre la riqueza de especies y la extensión de los recorridos a través de los sitios. Por su parte, la relación positiva entre riqueza de especies y número de visitas tiene excepciones. Por ejemplo, GUA se encuentra entre los sitios menos visitados, pero es el tercero en cuanto a riqueza de especies, con 11 especies más que BMA, sitio con un número similar de visitas. ATC y MCI son sitios contiguos con igual cifra de visitas y distancias recorridas muy semejantes, pero la riqueza del segundo supera en 10 especies la del primero.

Con independencia del número de visitas y distancias recorridas, los sitios con menor riqueza de especies exhiben pobre desarrollo de las dunas y de su vegetación asociada, así como urbanizaciones en el área de las dunas o de postduna. En los sitios de mayor riqueza de especies se observa lo contrario; TCC exhibe un sistema de dunas muy bien desarrollado y BCC presenta una zona inundable de postduna con una vegetación heterogénea. GUA presenta entre las urbanizaciones colonias densas de plantas con flores, tales como *Borreria arborecens*, *B. alba*, *C. rosea*, *I. pes-caprae* y otras. Lo anterior sugiere que la riqueza de mariposas de cada sitio debe ser atribuida a la presencia de microhábitats favorables.

Las especies *núcleos* resultan comunes a escala local y regional, mientras que las especies *satélites* son poco comunes en ambas escalas (Hanski, 1982; Livinstong y Philpott, 2010). Con independencia de esta clasificación, Fontenla (1992) define un núcleo de 17 especies generalistas de hábitats en diferentes

TABLA 3. Composición de especies por módulos espaciales. Tarará-Mégano-Veneciana-Rincón de Guanabo (TMVR), Tropicoco (TCC), Atlántico Caribe-Círculo Militar Itabo-Boca Ciega Itabo-Brisas del Mar (ACBB), Boca Ciega Cancha-Guanabo (BCGU). Especies distintivas de cada módulo (*). Módulos: total de módulos donde la especie está presente. Sitios: total de sitios donde la especie está presente (ver [Anexo 1](#)).

TABLE 3. Species composition by spatial modules. Tarará-Mégano-Veneciana-Rincón de Guanabo (TMVR), Tropicoco (TCC), Atlántico Caribe-Círculo Militar Itabo-Boca Ciega Itabo-Brisas del Mar (ACBB), Boca Ciega Cancha-Guanabo (BCGU). Distinctive species of each module (*). Modules: total of modules where the species is present. Sitios: total of sites where the species is present (see [Appendix 1](#))

Especies	Módulos					Sitios
	TMVR	TCC	ACBB	BCGU	Módulos	
<i>Abaeis nicippe</i>	0	1	1	1*	3	4
<i>Anteos maerula</i>	1*	0	0	0	1	1
<i>Atalopedes m. mesogramma</i>	1	1	1*	1	4	9
<i>Agraulis vanillae insularis</i>	1	1	1*	1	4	10
<i>Anartia jatrophae guantanamo</i>	1*	1	1	1	4	11
<i>Anthanassa f. frisia</i>	1	1	1	1*	4	5
<i>Ascia monuste eubotea</i>	1*	1	0	1	3	8
<i>Battus polydamas cubensis</i>	1	1	1*	1	4	6
<i>Burnsius oileus</i>	0	1	1*	1	3	6
<i>Calisto h. herophile</i>	1*	1	1	1	4	11
<i>Cecropterus dorantes santiago</i>	1*	1	0	0	2	3
<i>Chorantus radians</i>	1	1	1	1*	4	5
<i>Cyclargus a. ammon</i>	0	1	1	1*	3	4
<i>Cymaenes tripunctus</i>	1	1	1*	1	4	9
<i>Dryas iulia nudeola</i>	1	1	1*	1	4	7
<i>Danaus gilippus berenice</i>	0	1	1*	1	3	6
<i>Danaus plexippus plexippus</i>	1*	0	0	0	1	1
<i>Ephyriades b. brunnea</i>	0	0	0	1*	1	1
<i>Erynnis zarucco</i>	0	1*	1	1	3	3
<i>Euphyes c. cornelius</i>	0	1*	1	1	3	3
<i>Euphyes s. singularis</i>	0	1*	1	1	3	3
<i>Euptoieta h. hegesia</i>	0	1	1*	1	3	6
<i>Eurema d. दौर</i>	1*	1	1	1	4	11
<i>Ganyra menciae</i>	0	0	1*	0	1	1
<i>Glutophrissa drusila poeyi</i>	0	1*	0	0	1	1
<i>Hylephila p. phylaeus</i>	1	1	0	1*	3	5
<i>Hemiargus ceraunus filenus</i>	1	0	1	1*	3	5
<i>Heraclides a. andraemon</i>	1	1	1	1*	4	5
<i>Heraclides androgeus epidaureus</i>	1*	0	0	0	1	1
<i>Helichonius charitonia ramsdeni</i>	1	1	1*	1	4	9
<i>Historis o. odius</i>	1*	0	0	0	1	1
<i>Hypolimnas misippus</i>	0	1*	0	0	1	1
<i>Junonia evarete</i>	1	0	0	1*	2	2
<i>Junonia g. genoveva</i>	1*	1	1	1	4	8
<i>Leptotes cassius theonus</i>	1	1	1*	1	4	10
<i>Lerodea e. eufala</i>	1	1	0	1*	3	4
<i>Ministrymon azia</i>	0	0	1*	0	1	1
<i>Nathalis iole</i>	1*	1	1	1	4	9

Especies	Módulos					
	TMVR	TCC	ACBB	BCGU	Módulos	Sitios
<i>Neographium celadon</i>	0	0	1*	1	2	3
<i>Nyctelius n. nyctelius</i>	0	1*	0	0	1	1
<i>Panoquina corrupta</i>	0	1*	0	0	1	1
<i>Panoquina l. lucas</i>	0	1	1*	1	3	4
<i>Panoquina p. panoquinoides</i>	0	0	0	1*	1	1
<i>Phoebis agarithe antillia</i>	0	1	0	1*	2	3
<i>Phoebis argante fornax</i>	1	1*	0	0	2	2
<i>Phoebis s. sennae</i>	1	1	1*	1	4	10
<i>Polygonus l. leo</i>	1	0	1	1*	3	3
<i>Polites b. baracoa</i>	1	1	1*	1	4	8
<i>Pyrisitia n. nise</i>	1	1	1*	1	4	10
<i>Pyrisitia d. dina</i>	1	1	1	1*	4	6
<i>Pyrisitia laeae</i>	0	1*	0	1	2	2
<i>Pyrisitia lisa</i>	0	0	1*	0	1	1
<i>Phyciodes p. phaon</i>	1	1	1*	1	4	7
<i>Siproeta stelenes biplagiata</i>	1*	1	1	1	4	5
<i>Strymon istapa cybira</i>	1	0	0	1*	2	4
<i>Synapte m. malitiosa</i>	0	0	0	1*	1	1
<i>Urbanus proteus domingo</i>	1*	1	1	1	4	7
<i>Wallengrenia misera</i>	0	0	0	1*	1	2
<i>Zerene cesonia</i>	0	1*	0	0	1	1

localidades de Cuba. Todas las especies observadas entre 10 y 11 sitios pertenecen a este grupo, con la excepción de *P. nise*, un piérido muy común en sentido general. De manera cualitativa, es posible señalar que *Nathalis iole*, *L. cassius*, *E. daira* y *P. nise* son las especies más abundantes a través del paisaje. Tres de estas especies son piéridos, con dos de ellas pertenecientes al núcleo de especies generalistas.

Las especies del grupo generalista integran la mayor proporción de la composición de sitios más pobres en especies, tales como ATC, TAR y BMA, los que su vez albergan menos especies poco frecuentes o ninguna. Lo contrario se observa en sitios más ricos en especies. Es de esperar que sitios o fragmentos del paisaje más heterogéneos y con más recursos (ej. alimento, refugio, etc.) sustenten, tanto mayor riqueza de especies generalistas, como especies con requerimientos más restringidos.

ESTRUCTURA ESPACIAL

Un valor elevado de conectancia permite, como promedio, la conexión de cualquier especie con un número importante de sitios (43 % en playas del Este). Esta redundancia se asocia con robustez en las asociaciones del sistema (Moreira *et al.*, 2015), así como con su persistencia y estabilidad (Yang *et al.*, 2018). La elevada robustez obtenida (96 %) en las

relaciones especies/sitios resulta congruente con la existencia de un núcleo de especies con distribución amplia a través del paisaje.

TABLA 4. Riqueza de especies de cada módulo (SM) y su proporción de la riqueza de especies total del paisaje (ST%). Número de especies distintivas de cada módulo (EDM) y proporción de la distribución promedio por sitios de las especies distintivas (DPED).

TABLE 4. Species richness of each module (SM), and its proportion of the total species richness of the landscape (ST%). Number of distinctive species of each module (EDM) and proportion of the average site distribution of the distinctive species. (DPED)

Módulos	SM	ST%	EDM	DPED%
TMVR	35	59,3	13	53,6
TCC	43	72,9	10	16,4
ACBB	37	62,7	19	55,5
BCGU	45	76,3	17	31,8

Un núcleo de especies generalistas resulta esencial para la existencia de un patrón espacial anidado (Cuartas-Hernández y Medel, 2015), el cual es común en sitios homogéneos ecológicamente (Ulrich *et al.*, 2017). Beltran y Traveset (2018) exponen que,

a mayor número de especies generalistas, más robusta es una red ecológica. Consideran que las especies más conectadas son los componentes claves del sistema. La mayoría de las especies presentes en más sitios (más conectadas espacialmente) de playas del Este pertenecen al núcleo de especies generalistas mencionadas con anterioridad.

La composición de especies del paisaje se encuentra estructurada en módulos espaciales. Cuando existe conectancia baja, redes anidadas de manera significativa tienden a ser muy modulares, y ocurre lo contrario si existe conectancia elevada (Fortuna *et al.*, 2010). Esto último se observa en el ensamblaje de mariposas de playas del Este, caracterizado por un valor de conectancia que podría considerarse elevado, anidamiento significativo entre sitios y conectividad intramodular reducida. La relación intermodular más intensa que la intramodular refleja conectividad amplia a través del paisaje.

Muchas especies de mariposas se distribuyen en metapoblaciones (conjunto de poblaciones locales conectadas por dispersión), lo cual potencia la supervivencia ante la fragmentación de hábitats (Lizee *et al.*, 2015). La distribución discontinua o metapoblacional es un patrón característico de las mariposas cubanas (Fontenla, 1992; Núñez y Barro, 2003). La existencia de módulos estructurados por sitios no contiguos (TMVR y AMBB) confirma este patrón en el paisaje de Playas del Este.

Los módulos exhiben un patrón definido en la composición de sus especies características. Las especies que caracterizan los módulos TMVR y AMBB se encuentran entre las más distribuidas en el paisaje, mientras que las especies características de los otros dos módulos, TCC y BCGU, se encuentran entre las más restringidas espacialmente. Estos dos últimos módulos pueden considerarse componentes claves del sistema, al combinar 90 % de la riqueza de especies del paisaje, incluidas todas las más frecuentes y 73 % de las menos frecuentes. Ambos módulos muestran complementariedad notable, sobre todo respecto de las especies menos frecuentes, al compartir sólo 25 % de las presentes entre ambos.

La complementariedad en cuanto especies poco frecuentes resulta importante para la preservación de la diversidad, porque tanto las especies raras como las comunes contribuyen a la recuperación de las comunidades después de perturbaciones (Säterberg *et al.*, 2019). El paisaje de playas del Este se caracteriza por perturbaciones usuales, causadas por aerosol salino, la acción mecánica del viento y el oleaje, más los efectos de grandes concentraciones de personas sobre los componentes del paisaje.

Los sitios TCC y BCC, podrían ser considerados áreas fuentes o nodales. Tales áreas permiten

expansión de especies hacia la matriz del paisaje (Vila *et al.*, 2006; Olivier y Morera, 2007). Tal consideración se basa en la mayor riqueza de especies combinada de ambos sitios y su complementariedad. Estos sitios exhiben buen estado de conservación del sistema de dunas, sobre todo por parte del primero, y de heterogeneidad ambiental (sistema dunar y microhumedal) por parte del segundo. Espacios ecológicos semejantes, aunque pequeños, resultan valiosos para la preservación de mariposas en una matriz urbana (Murkerjee *et al.*, 2018).

La hipótesis de la “suma total de habitats”, expone que el número total de los mismos determina la riqueza total de especies en paisajes fragmentados (Fahrig, 2013; MacDonald *et al.*, 2018). Tal predicción no aparenta cumplirse en playas del Este, al concentrarse la riqueza de especies en sitios como TCC y BCC. La afectación en particular de estos sitios nodales pudiera empobrecer la riqueza general de las mariposas del paisaje, con independencia del número total de sitios o hábitats discernibles.

REFERENCIAS

- Alayo, P. D. y L. R. Hernández. 1987. *Atlas de las mariposas diurnas de Cuba (Lepidoptera: Rhopalocera)*. Editorial Científico Técnica, La Habana, 149 pp.
- Álvarez, A. y Ricardo, N. 2009. Flora y vegetación de 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: 35-44.
- Antoniazzi, R. Jr., W. Dáttilo y V. Rico-Gray. 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>
- Azor, L. y A. Barro. 2014. Modelación de la distribución potencial de mariposas endémicas cubanas (Lepidoptera: Papilionoidea). *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 3: 18-30.
- Bell, K. L., J. Fowler, K. S. Burgess, E. K. Dobbs, D. Gruenewald, B. Lawley, C. Morozumi y B. J. Brosi. 2017. Applying pollen DNA metabarcoding to the study of plant-pollinator interactions. *Applications in Plant Sciences* 5: 1600124.
- Beltrán, R. y A. Traveset. 2018. Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat. *Ecosistemas* 27: 102-114.
- Bermúdez, F., D. F. Hernández, R. Núñez, P. S. Villar, J. R. Suárez y A. Silva. 2016. Mariposas de los

- alrededores de Gibara, Holguín, Cuba (Lepidoptera: Hesperoidea y Papilionoidea). *Poeyana* 502: 39-43.
- Bonebrake, T. C., L. C. Ponisio, C. L. Boggs y P. R. Ehrlich. 2010. More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation* 143: 1831-1841.
- Borthagaray, A. I., A. Soutullo, A. Carranza y A. Matías. 2018. A modularity-based approach for identifying biodiversity management units. *Revista Chilena de Historia Natural* 91: 2. <https://doi.org/10.1186/s40693-018-0072-y>
- Busse, A., Van den Bosh M., Maruthaveeram, S. y C. Konijnendijk. 2013. Species richness in urban parks and its drivers: a review of empirical evidence. *Urban Ecosystems* <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0316-1>
- Capote, R. P. y R. Berazaín. 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 5: 1-49.
- Chao A. y T. J. Shen. 2009. Program Spade (Species Prediction and Diversity Estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw/software/CE.html>.
- CNNG (Comisión Nacional de Nombres Geográficos). 2000. *Diccionario Geográfico de Cuba*. Oficina Nacional de Hidrografía y Geodesia, 386 pp.
- Coral-Acosta, N. y J. Pérez-Torres. 2017. Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) asociadas a un agroecosistema cafetero de sombra (Curití, Santander). *Revista Colombiana de Entomología* 43: 91-99.
- Cuartas-Hernández, S. y R. Medel. 2015. Topology of plant-flower-visitor networks in a tropical mountain forest: insights on the role of altitudinal and temporal variation. *PLoS ONE* 10 (10): e141804.
- Delmas, E., M. Besson, M-H Brice, L. Burkle, G. V. Dalla-Riva, M-J Fortin, D. Gravel, P. Guimarães, D. Hembry, E. Newman, J. M. Olesen, M. Pires, J. D. Yeakel y T. Poisot. 2017. Analyzing ecological networks of species interactions. *Biological Review* <http://doi.org/10.1101/112540>
- Dormann, C. F. y R. Strauss. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 90-98.
- Drewniak, M. E., A. I. Zapata, H. M. Beccacece y F. Ficetti. 2016. Mariposas diurnas de la Reserva Natural Urbana General San Martín, Córdoba, Argentina (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP: Revista de Lepidopterología* 44: 287-298.
- Dupont Y. L. y J. M. Olesen. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology* 78: 346-353.
- Emmell, T. C., y G. T. Austin. 1990. The tropical rain forest butterfly fauna of Rodonia, Brasil: species diversity and conservation. *Tropical Lepidoptera* 1: 1-12.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40: 1649-1663.
- Fileccia, V., S. Santorsola, S. Arpaia y B. Manachini. 2015. Seasonal patterns in butterfly abundance and species diversity in five characteristic habitats in sites of community importance in Sicily (Italy). *Bulletin of Insectology* 68: 91-102.
- Fontenla, J. L. 1987. Aspectos comparativos estructurales de tres comunidades de mariposas (Lepidoptera, Rhopalocera) en Cuba. *Poeyana* 337: 1-20.
- Fontenla, J. L. 1992. Biogeografía ecológica de las mariposas diurnas cubanas. Patrones generales. *Poeyana* 427:1-30.
- Fontenla, Y. 2019. Composición, estructura espacio-temporal y funcional de ensamblajes de mariposas en fragmentos ecológicos embebidos en matrices urbanas. [Inédito] Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad de La Habana. 77 pp.
- Fortuna, A. M., D. B. Stouferr, J. M. Olesen, P. Jordano y D. Mouillot. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811-817.
- Francini, R. B., M. Duarte, O. Hermann, H. Mielke, A. Caldas y A. V. Lucci. 2011. Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) of the "Baixada Santista" region, coastal São Paulo, southeastern Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 5: 55-68.
- Gandhi S. y D. Kumar. 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.
- Ghazanfar, M., M. F. Malik, M. Hussain, R. Iqbal y M. Younas. 2016. Butterflies and their contribution in ecosystem: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 4: 115-118.
- Grilli J., T. Rogers y S. Allesina. 2016. Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications* 7: 12031. <http://doi.org/10.1038/ncomms12031>
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1-9.
- Hanski, I. 1982. Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. *Annal Zoologica Fennici* 19: 65-73.
- Hernández, L. R., D. Spencer, N. Davies y A. Areces. 1994. The butterflies and vegetational zones of

- Guanahacabibes Natonal Park, Cuba. *Bulletin of the Allyn Museum* 139: 1-19.
- Landi, P., H. O. Minoarivelo, A. Brännstrom, C. Hui y U. Dieckmann. 2018. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology* 60: 319-345
- Lee C., J. W. Park, T-S kwon y S. K. Lee. 2015. Diversity and density of butterfly communities in urban green areas: an analytical approach using GIS. *Zoological Studies* 54: 4-10.
- Livingston, G. F. y S. M. Philpott. 2010. A metacommunity approach to co-occurrence patterns and the core-satellite hypothesis in a commnity of tropical arboreal ants. *Ecological Research* <http://doi.org/10.1007/s11284-010-0738-7>
- Lizee, M. H., T. Tatoni y M. Deschamps-Cottin. 2015. Nested patterns in urban butterfly species assemblages: respective roles of plot management, park layout and landscape features. *Urban Ecosystems* <http://doi.org/10.1007/s11252-015-0501-5>
- MacDonald, Z. G., S. E. Nielsen y J. H. Acorn. 2017. Negative relationships between species richness and evenness render common diversity indices inadequate for assessing long-term trends in butterfly diversity. *Biodiversity and Conservation* 26: 617-629.
- MacDonald, Z. G., I. D. Anderson, J. H. Acorn y S. E. Nielsen 2018. Decoupling habitat fragmentation from habitat loss: butterfly species mobility obscures fragmentation effects in a naturally fragmented landscape of lake islands. *Oecologia* <http://doi.org/10.1007/s00442-017-4005-2>
- Marquitti, F. M. D., P. R. Guimaraes, M. M. Pires y L. F. Bitten-Court. 2014. *MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets*. *Ecography* 37: 221- 224.
- Martínez-Adriano, C. A., C. Díaz-Castelazo y A. Aguirre-Jaimes. 2018. Flower-mediated plant-butterfly interactions in an heterogeneous tropical coastal ecosystem. *Peer Journal* 6: e5493.
- Matthews, D. L., J. Y. Miller, A. Terry, R. Lott, W. Portell y J. K. Toomey. 2012. Biogeographic affinities of Guantánamo butterflies and a report on species recorded from the United States Naval Base, Cuba. *Bulletin of the Allyn Museum* 164: 1-52.
- Mohanta, R. K. y S. K. Behera. 2018. Study on lepidopterans (butterfly fauna) in the coastal tourism area (CTA) of Ganham coast, southern Odisha, India. *International Journal of Entomology Research* 3: 13-16.
- Moreira, E. F., D. Boscola y B. F. Viana. 2015. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PLoS ONE* 10(4): e0123628.
- Mukherjee, S., S. Banerjee, P. Basu, G. K. Saha y G. Aditya. 2018. Butterfly-plant network in an urban landscape: Implication for conservation and urban greening. *Acta Oecologica* 92: 16-25.
- Núñez, R y A. Barro. 2003. Composición y estructura de dos comunidades de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en Boca de Canasí, La Habana, Cuba. *Revista de Biología* 17: 8-21.
- Olivier, C., y C. Morera (Eds). 2007. *Corredores Biológicos: acercamiento conceptual y experiencias en América*. San José, Costa Rica: Centro Científico Tropical, Universidad Nacional de Costa Rica, 128 pp.
- Olivier, T., R. Schmucki, B. Fontaine, A. Villemey y F. Archaux. 2015. Butterfly assemblages in residential gardens are driven by species' habitat preference and mobility. *Landscape Ecology* <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0299-9>
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rámirez-Restrepo, L. y I. MacGregor-Fors. 2016. Butterflies in the city: a review of urban diurnal Lepidoptera. *Urban Ecosystem* <https://doi.org/10.1007/s11252-016-0579-4>
- Ricardo N., P. B. Herrera, F. Cejas, J. A. Bastard y T. Regalado. 2009. Tipos y características de las formaciones vegetales de Cuba. *Acta Botánica Cubana* 203: 1-42.
- Ricardo, N. y Z. Cuervo. 2016. Fitocenosis sinántropas en postdunas de Playas del Este, La Habana, Cuba. *Acta Botánica Cubana* 215: 284-292.
- Säterberg, T., T. Jonsson, J. Yearsley y B. Ebenman. 2019. A potential role for rare species in ecosystem dynamic. *Scientific Reports* 9: 11107. <http://doi.org/10.1038/s41798-019-47541-6>
- Sharma, M. y N. Sharma. 2017. Suitability of butterflies as indicators of ecosystem condition: a comparison of butterfly diversity across four habitats in Gir Wildlife Sanctuary. *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences* 4: 43-53.
- Sobczyk, R., K. Pabis, G. Wieczorek y A. Salamacha. 2017. Distribution and diversity of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) in the urbanization zones of the Central European city (Lodz, Poland). *North-Western Journal of Zoology*. e162202.
- Song, C., R. P. Rohr y S. Saavedra. 2017. Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology* <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12749>
- Smith, D. S., L. D. Miller y J. Y. Miller 1994. *The Butterflies of West Indies and South Florida*. Oxford University Press, New York, 264 pp.

- Trivellini, G., C. Polidori, C. Pasquaretta, S. Orsenigo y G. Rogliani. 2016. Nestedness of habitat specialists within habitat generalists in a butterfly assemblage. *Insect Conservation and Diversity* <http://doi.org/10.1111/icad.12193>
- 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. Fecha de actualización: 23/marzo/2010.
- Ulrich, W. y M. Almeida-Neto. 2012. On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography* 35: 1-7.
- Ulrich, W. , W. Kryszewski, P. Sewerniak, R. Puchalka y N. J. Gotelli. 2017. A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos* 126: 1607-1616.
- Vila, J., D. Varga, A. Llausas y A. Ribas. 2006. Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. *Documentos Anàles de Geografia*. 48: 151-166.
- Warrent, A. D., K. J. Davis, M. Strangeland, J. P. Pelham, y N. V. Grishin. 2020. Interactive list of American butterflies. <http://butterfliesofamerica.com/> Último acceso: 12/junio/2020.
- Yang, X., C. Yan, Q. Zhao, M. Holyoak, M. A. Fortuna, J. Bascompte, P. A. Jansen y Z. Zhang. 2018. Ecological succession drives the structural change of seed-rodent interaction networks in fragmented forests. *Forest Ecology and Management* 419: 42-50.

ANEXO 1. Especies de mariposas por sitios. Tarará (TAR), Mégano (MEG), Tropicoco (TCC), Atlántico-Caribe (ATC), Círculo Militar-Itabo (CMI), Boca Ciega Itabo (BCI), Boca Ciega Cancha (BCC), Guanabo (GUA), Veneciana (VEN), Brisas del Mar (BMA), Rincón de Guanabo (RGU). Frecuencia total (FT). Especie endémica (**). Subespecie endémica (*). Especies del núcleo generalista (^N). Promedio de frecuencia por sitios: 4,7. Límites de confianza (LC= 3,9; 5,5).

APPENDIX 1. Butterfly species by sites. Tarará (TAR), Mégano (MEG), Tropicoco (TCC), Atlántico-Caribe (ATC), Círculo Militar-Itabo (CMI), Boca Ciega Itabo (BCI), Boca Ciega Cancha (BCC), Guanabo (GUA), Veneciana (VEN), Brisas del Mar (BMA), Rincón de Guanabo (RGU). Total frequency (FT). Endemic species (**). Endemic subspecies (*). Species from generalist nucleus (^N). Mean site frequency: 4.7. Confidence limits (LC= 3.9, 5.5).

Especies	TA	ME	TC	AT	CM	BI	BC	GU	VE	BM	RG	FT
Hesperiidae												
<i>Chorantus radians</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	5
<i>Atalopedes m. mesogramma</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	9
<i>Burnsius oileus</i> ^N	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	6
<i>Cecropterus dorantes santiago</i> ^N	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Cymaenes tripunctus</i> ^N	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	9
<i>Ephyriades b. brunnea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Erynnis zarucco</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	3
<i>Euphyes c. cornelius</i> *	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	3
<i>Euphyes s. singularis</i> *	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	3
<i>Hylephila p. phyllaeus</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	5
<i>Lerodea e. eufala</i>	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	4
<i>Nyctelius n. nyctelius</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panoquina corrupta</i> **	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panoquina l. lucas</i> ^N	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	4
<i>Panoquina p. panoquinoides</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Polygonus l. leo</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3
<i>Polites b. baracoa</i>	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	8
<i>Synapte m. malitiosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Urbanus proteus domingo</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	7
<i>Wallengrenia misera</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
Lycaenidae												
<i>Cyclargus a. ammon</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	4
<i>Hemiargus ceraunus filenus</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	5
<i>Leptotes cassius theonus</i> ^N	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	10
<i>Ministrymon azia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Strymon istapa cybira</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	4
Nymphalidae												
<i>Agraulis vanillae insularis</i> ^N	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	10
<i>Anartia jatrophae guantanamo</i> ^N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>Anthanassa f. frisia</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	5
<i>Calisto h. herophile</i> ^{*N}	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>Dryas iulia nudeola</i> *	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	7
<i>Danaus gilippus berenice</i> ^N	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	6

Especies	TA	ME	TC	AT	CM	BI	BC	GU	VE	BM	RG	FT
<i>Danaus p. plexippus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Euptoieta h. hegesia</i>	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	6
<i>Helichonius charitonia ramsdeni</i> ^N	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	9
<i>Historis o. odius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Hypolimnys misippus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Junonia neildi</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>Junonia zonalis</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	8
<i>Phyciodes p. phaon</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	7
<i>Siproeta stelenes biplagiata</i> ^N	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	5
Papilionidae												
<i>Battus polydamas cubensis</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	6
<i>Heraclides a. andraemon</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	5
<i>Heraclides androgeus epidaureus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Neographium celadon</i> ^{**}	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	3
Pieridae												
<i>Abaeis nicippe</i> ^N	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	4
<i>Anteos maerula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Ascia monuste eubotea</i> ^N	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	8
<i>Eurema d. daira</i> ^N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	11
<i>Ganyra menciae</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Glutophrissa drusila poeyi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nathalis iole</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	9
<i>Phoebis agarithe antillia</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	3
<i>Phoebis argante fornax</i> [*]	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Phoebis s. sennae</i> ^N	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	10
<i>Pyrisitia n. nise</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	10
<i>Pyrisitia d. dina</i> [*]	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	6
<i>Pyrisitia laeae</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Pyrisitia lisa</i> ^N	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Zerene cesonia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total	13	24	43	18	28	26	41	32	9	21	23	278
Visitas	5	11	26	11	11	15	21	7	5	7	6	125
Distancias	530	560	560	945	966	710	330	1500	620	700	500	7921