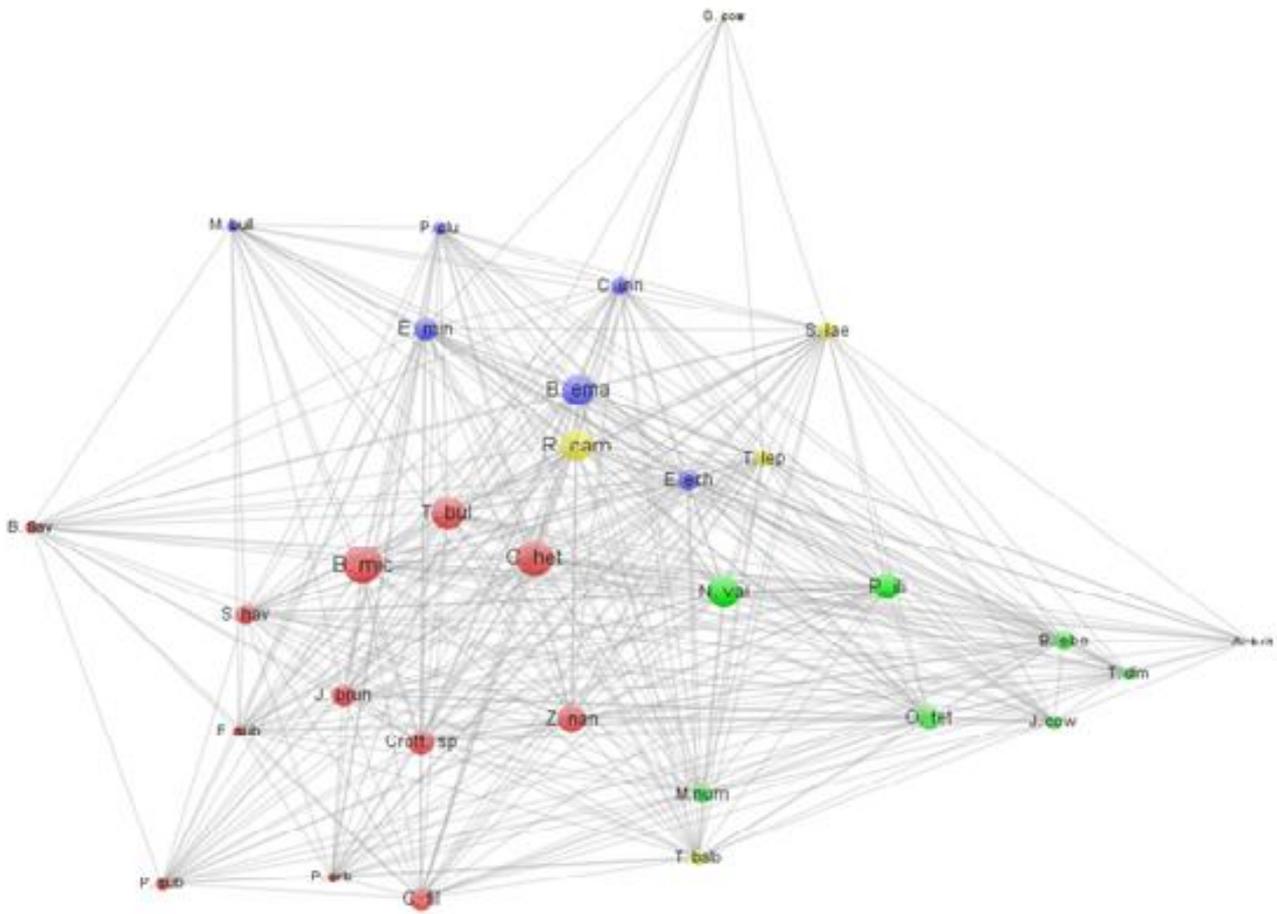


Redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva de una comunidad vegetal

Tesis de Diploma



Enma María Torres Roche

2013



Universidad Central "Marta Abreu" de Las Villas.

Facultad de Ciencias Agropecuarias.

Departamento de Biología

Tesis de Diploma

***Redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva de una
comunidad vegetal***

Autor: Enma María Torres Roche.

Tutor: MSc. Michel Faife Cabrera

Santa Clara, 2013.

Índice

1. Introducción	1
2. Revisión Bibliográfica	3
2.1. Fenología Reproductiva	3
2.1.1. Definición e importancia	3
2.1.2. Patrones fenológicos	3
2.1.3. Fenología Reproductiva en la Conservación	6
2.1.4. Fenología y evolución.....	7
2.1.5. Estrategias fenológicas y Costo reproductivo.....	8
2.2. Redes ecológicas.....	9
2.2.1. Generalidades	9
2.2.2. Propiedades de las redes ecológicas	10
2.2.3. Tipos de Redes Ecológicas	12
2.2.4. Redes ecológicas: interpretación de patrones en casos de estudio	13
2.2.5. Representación gráfica de las redes ecológicas	17
2.2.6. Softwares	19
3. Materiales y Métodos	21
3.1. Área de estudio.....	21
3.2. Fenología.....	22
Selección de individuos por especies.....	22
Seguimiento Fenológico	22
3.3. Análisis de datos fenológicos.....	22
Patrones fenológicos	22
3.4. Redes ecológicas en la interpretación de la fenología de la comunidad.....	24
3.4.1. Matrices de interacción.....	24
3.4.2. Papel ecológico de las especies	24
3.4.3. Sincronía de los fenómenos reproductivos.....	25

3.4.4. Compartimentación de los fenómenos reproductivos.....	26
4. Resultados.....	27
4.1. Generalidades.....	27
4.2. Patrones Fenológicos	27
4.3. Papel ecológico de las especies	32
4.4. Sincronía de los fenómenos reproductivos	36
4.5. Compartimentación de los fenómenos reproductivos.	37
5. Discusión	38
5.1. Patrones fenológicos.....	38
Patrones fenológicos según los síndromes de polinización y dispersión	40
Fenología y clima	40
5.2. Papel ecológico de las especies	42
5.3. Sincronía en los fenómenos reproductivos	43
Conclusiones	44
Recomendaciones	45
Referencias	46
Anexos	53

The mission of community Ecology, as any scientific endeavor, is to detect the patterns of natural systems, to explain the causal processes that underlie them, and to generalize these explanations as far as possible,

John Wiens

Dedico esta tesis a:

Mi mami, por ser siempre mi ejemplo en la vida, mi apoyo, mi guía y la mujer más admirable que conozco.

Evis Castañeda, por siempre estar, por la paciencia y el cariño.

Mis abuelos María y Mario, por enseñarme algunas de las cosas más importantes de la vida.

Mis tías fabulosas, mi bandada de primos y en especial a Griset, Norma, Ramón Borrego y Jackie por el gran apoyo que me han brindado.

Edgardo, por ser tan paciente siempre, por las críticas a todo, por el amor que siempre profesa y en especial por la vida que vamos construyendo.

A mi tutor, por la confianza, el apoyo y sobre todo la amistad: You gave me wings,
showed me the sky and push me out of nest...

A Lillian y Alejandro, porque sin ellos no hubiese podido hacer un montón de trabajo
de campo...

A Robe, por facilitar inmensamente mi trabajo y arreglar mis desastres...

A todos mis amigos...

A Marco Mello y Alfonso Valiente, por su inestimable contribución....

A Deyanira y Pedro, con su tremendo aporte a mi carrera...

A todos mis profesores y a todos los que me han ayudado de una u otra forma....

MUCHAS GRACIAS

Resumen

La teoría de las redes ecológicas permite analizar los patrones fenológicos que se observan en las comunidades, además permiten dilucidar bajo qué reglas se ensamblan las mismas, ya sea competencia o facilitación. Se analizó la fenología reproductiva en una comunidad vegetal sobre serpentinitas, al suroeste de Santa Clara. Para ello se analizó la posible relación entre la reproducción y el clima, se calculó el anidamiento y la modularidad, como medida de la sincronía y compartimentación de los fenómenos reproductivos, respectivamente. Los valores de anidamiento fueron relacionados con un índice de sincronía, para validar el uso de la métrica. Además, se simuló la extinción de las especies con mayor número de interacciones. Los valores de modularidad y anidamiento encontrados describen patrones fenológicos extendidos en el tiempo y con valores de medios a altos de sincronía. El anidamiento encontrado mostró una relación positiva y fuerte con el índice de sincronía calculado. Estos resultados sugieren una posible respuesta de la comunidad ante un bajo servicio de polinización y dispersión, lo cual reduce la competencia entre las especies. Los resultados obtenidos luego de la simulación de extinciones sugieren que las especies seleccionadas juegan un papel determinante en la expresión de la sincronía. Este conocimiento puede ser empleado en futuras estrategias de restauración o en el establecimiento de colecciones *ex situ*. Los patrones fenológicos muestran segregación temporal y relación con el clima. Las propiedades de las redes ecológicas brindan resultados fiables sobre la descripción de los patrones fenológicos en la comunidad estudiada.

Palabras clave: fenología, comunidades, redes ecológicas, anidamiento, modularidad.

Abstract

Ecological networks theory allows us analyzing the phenological patterns observed in communities; also it allows understanding which rules organize them: facilitation or competition. We analyzed the reproductive phenology of a plant community on southwest serpentinites of Santa Clara. For this we analyzed the possible relationship between reproduction and climate, also it was calculated the nestedness and modularity, as a measure of synchronization and modularity of reproductive events, respectively. Nestedness values were related to an index of synchrony, to validate the use of the metric. In addition, we simulated the extinction of the species with the highest number of interactions. The values of modularity and nestedness founded describephenology patterns extended in time and with moderate to high values of synchrony. Nestedness founded show a strong positive relationship with the calculated synchrony index. These results suggest a possible response to lowpollination and seed dispersal, which reduces competition between species. The results obtained after the simulation of extinctions suggest that the selected species play a significant role in the expression of synchrony. This knowledge can be used in future restoration strategies or the establishment of *ex situ* collections. Phenological patterns showed a temporal segregation and are related to climate. The properties of ecological networks provide reliable quantitative description of phenological patterns in the community studied.

Keywords: phenology, communities, ecological networks, nestedness, modularity.

1. Introducción

Los estudios fenológicos están dirigidos a la duración de eventos biológicos recurrentes, que en el caso de las plantas incluyen los procesos reproductivos (Sakai *et al.*, 1999). Las características fenológicas de las plantas son elementos esenciales en la dinámica de las comunidades vegetales, ya que ejercen una fuerte influencia en los recursos disponibles para muchos organismos (Conceição *et al.*, 2007). La polinización y la dispersión son relaciones bióticas que influyen en la evolución de la fenología, ya que esta puede promover la duración de tales procesos (Aizen, 2003), por tanto han recibido gran atención en el estudio de la fenología de las plantas. Es posible considerar que las especies cuya reproducción coincide en tiempo y espacio, pueden potencialmente facilitarse unas a otras mediante la atracción de animales como polinizadores o dispersores. A pesar de la importancia de las relaciones entre plantas para la dinámica de las comunidades, estas han recibido poca atención en la bibliografía (Thorpe *et al.*, 2011).

Entre los patrones encontrados al analizar los ciclos fenológicos se ha referido la presencia de segregación fenológica temporal, en el caso de especies morfológicamente semejantes (Aizen y Vázquez, 2006; Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Mediante esta estrategia las especies pueden evitar la competencia por polinizadores y dispersores, por lo cual los fenómenos reproductivos se pueden ensamblar siguiendo patrones asincrónicos. A pesar de que ello ha sido raramente encontrado, la mayoría de las estrategias de floración han sido discutidas a la luz de la competencia por los polinizadores (Sakai *et al.*, 1999), teniendo en cuenta la segregación temporal. Por otra parte, se ha encontrado que en los ecosistemas tropicales los patrones fenológicos se corresponden estrechamente con las condiciones climáticas, aunque esta relación resulta de difícil reconocimiento en estudios a corto plazo (Bencke y Morellato, 2002). En estos casos un gran número de especies florecen al mismo tiempo, generándose patrones de sincronía. Para la detección de estos patrones podrían ser utilizadas determinadas propiedades de la teoría de redes ecológicas, ya que las mismas describen los patrones de interacción entre las especies.

Las comunidades vegetales pueden ser analizadas como redes ecológicas (Verdú y Valiente-Banuet, 2008), cuya esencia son las interacciones que se establecen entre las especies. La teoría de las redes ecológicas permite analizar los patrones que se

generan de la interacción de las especies, además permiten dilucidar bajo qué reglas se ensamblan las comunidades, ya sea competencia o facilitación (Verdú y Valiente-Banuet, 2008).

A pesar de que se dispone de un gran número de estudios enfocados al análisis tanto de la fenología reproductiva (Corlett, 1993; McIntosh, 2002; Vidal y Ramírez, 2005) como de las redes ecológicas (Bascompte y Jordano, 2006; Brose, 2010; Fortuna *et al.*, 2010), no existe un estudio donde la herramienta que representan las redes ecológicas se apliquen al entendimiento de los patrones fenológicos. Al respecto, Encinas-Viso *et al.* (2011) ha planteado que la fenología ha sido pobremente estudiada a la luz de la teoría de redes mutualistas.

Al suroeste de la ciudad de Santa Clara se encuentra una comunidad de Matorral Xeromorfo Espinoso sobre Serpentina. En dicha comunidad existen un grupo de especies bajo estudio debido a sus propiedades químicas y su potencial uso en la medicina (Noa, com. Pers.), además presenta 60 especies endémicas, algunas de ellas en peligro crítico de extinción (Noa y Castañeda, 1998). La misma está amenazada por la actividad antrópica a la que se encuentra constantemente sometida (Méndez *et al.*, 2013). Posibles estrategias de conservación y/o restauración ecológica que se podrían implementar en el lugar se ven limitadas por la deficiencia de conocimientos que orienten a los investigadores. El estudio de la reproducción a nivel comunitario provee una valiosa información sobre las relaciones y procesos que aportan estabilidad al ecosistema, conocimiento necesario en la implementación de dichas estrategias. En el presente trabajo nos proponemos:

Objetivo General:

- Analizar la fenología reproductiva de una comunidad vegetal situada al suroeste de Santa Clara.

Objetivos Específicos:

- Describir los patrones fenológicos utilizando métricas de las redes ecológicas (anidamiento y modularidad)
- Validar el uso de las redes ecológicas en el análisis de la fenología reproductiva de esta comunidad vegetal.

2. Revisión Bibliográfica

2.1. Fenología Reproductiva

2.1.1. Definición e importancia

Font Quer (1960) define como fenología el estudio de los fenómenos biológicos que poseen cierta periodicidad, como la floración y la brotación, fuertemente influenciados por las condiciones climáticas de la localidad en que ocurren. Entendemos, por tanto, que la fenología reproductiva se refiere al estudio de los fenómenos relacionados con el ciclo reproductivo de las especies, el cual comprende las fenofases: formación de botones, flor y frutos (maduros o verdes).

La fenología reproductiva es determinante en el mantenimiento de un óptimo estado físico de las plantas, reproducirse en el "momento incorrecto" puede derivar en fallas en el cruzamiento y polinización, o la descendencia puede crecer en momentos de escasez de recursos (Inouye, 2008). Es por ello que la fenología reproductiva ha evolucionado de forma tal que determinadas condiciones ambientales sean indicadores confiables del "momento correcto" para reproducirse (Inouye, 2008).

2.1.2. Patrones fenológicos

La floración y la fructificación constituyen los procesos principales en la reproducción de las plantas y derivan en la dispersión de frutos y semillas. Tanto a nivel poblacional como comunitario, los fenómenos reproductivos ocurren siguiendo un orden, como veremos a continuación.

La fenología de las plantas tiene a menudo un gran impacto en poblaciones animales, debido a que causan cambios temporales en la disponibilidad de recursos (Sakai *et al.*, 1999). De igual forma, en las plantas que tienen agentes bióticos como polinizadores y dispersores de semillas, el período de actividad de los animales es la mayor fuerza que determina el tiempo de floración y fructificación (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). No es de extrañar entonces que frecuentemente exista una marcada sincronía entre los polinizadores y los fenómenos reproductivos de las plantas que reciben sus servicios (Aizen, 2003; Bencke y Morellato, 2002). Se ha propuesto que en aquellas especies con caracteres similares, un solapamiento temporal en la producción de flores y frutos puede atraer un gran número de polinizadores y dispersores, incrementando la cantidad de frutos producidos y semillas dispersadas

(Smith-Ramírez *et al.*, 1998), lo cual evolutivamente podría derivar en una mayor sincronía. La sincronía en la actividad fenológica permite a las plantas intensificar su éxito reproductivo, garantizando una alta remoción de polen, que será exportado a otras flores, así como una alta importación de polen (Aizen, 2003).

A pesar de lo anteriormente mencionado, es más probable que la principal fuerza que determina la complementariedad entre ambas actividades sean las variables climatológicas (Bencke y Morellato, 2002; Thomson, 2010). Las condiciones ambientales determinan tanto la dinámica poblacional de los animales (sobre todo insectos) como los procesos reproductivos de las plantas. Por tanto, es probable que surjan patrones sincrónicos que, si son exitosos, se mantendrán en el tiempo. Por otra parte, podría decirse que un alto número de flores o frutos expuestos al mismo tiempo puede mitigar potenciales efectos negativos de robadores de néctar o depredadores de semillas. Lo anteriormente mencionado puede entenderse si se asume que dado un gran número de flores en una población (tomando el ejemplo del robo de néctar) la cantidad de flores robadas en la misma representará una menor cifra que si dicha población tuviese un menor número de flores.

En contraposición con lo anteriormente mencionado, se plantea que al estar solapados los tiempos de floración y fructificación de tales especies, podría aumentar la competencia por el servicio de polinizadores y dispersores (Aizen y Vázquez, 2006). Sería de esperar que en dichas especies, particularmente las congénicas, la polinización y fructificación efectivas estén favorecidos por la segregación temporal de estos patrones (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Pero tal segregación fenológica es muy difícil de determinar en climas tropicales (Aizen y Vázquez, 2006), en los cuales la estacionalidad está determinada por fluctuaciones altamente variables de factores como la temperatura y las precipitaciones (Sakai *et al.*, 1999).

Los estudios referidos a la fenología reproductiva pueden enfocarse desde varios niveles: individual, poblacional o comunitario, siendo los dos últimos más frecuentes.

Nivel de población

En el estudio de la fenología reproductiva, a nivel poblacional, la abundancia de flores y frutos tiene una importancia crucial en la manifestación de los patrones reproductivos. La misma está íntimamente unida a la cantidad de individuos que

existan, por tanto la cantidad de individuos de una especie dada tendrá influencia en el patrón reproductivo de la misma.

En poblaciones fragmentadas es frecuente encontrar aislamiento espacial y temporal en los patrones fenológicos, aunque este patrón no es exclusivo de este tipo de poblaciones. El aislamiento temporal es causado por la floración asincrónica de individuos, lo cual afecta la reproducción y la estructura genética de las poblaciones (Fuchs *et al.*, 2003). Por tanto, podría verse afectada la variabilidad genética de los individuos, si se viera limitado el intercambio genético entre los miembros de una población. Una reducción en el número de individuos en una población causa un decrecimiento en el número de flores por unidad de área, lo cual afecta además la eficiencia y niveles de actividad de los polinizadores (Herrerías-Diego *et al.*, 2006). Esto podría deberse a que las poblaciones con menor número de individuos resulten menos atractivas para los polinizadores que aquellas con mayor densidad. Herrerías-Diego *et al.* (2006) refieren que la fragmentación de bosques causa cambios significativos en las condiciones ambientales que pueden regular los patrones fenológicos y reproductivos de las plantas. Cambios bruscos de determinados parámetros esenciales en la floración y fructificación (como temperatura o la disponibilidad de agua, entre otras), pueden afectar significativamente la fenología reproductiva de los individuos que se encuentran en el borde, pudiendo generarse patrones asincrónicos que afectarían la actividad de polinizadores y dispersores.

Nivel comunitario

Una característica estructural común en diferentes comunidades vegetales es el hecho de que las especies taxonómicamente relacionadas tienden a tener similares patrones en su fenología floral (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Esto puede estar condicionado por el hecho de que las familias comparten determinados caracteres florales, lo cual implica que en muchos casos compartan polinizadores, para cuya atracción se requiere de patrones fenológicos temporales similares. Sin embargo, ha sido planteado que el solapamiento de los períodos de floración ocurre a nivel de familia en floras geográficamente distantes (Smith-Ramírez *et al.*, 1998), teoría que responde a una disminución de la competencia por polinizadores para asegurar el éxito reproductivo de las plantas. La competencia ha sido el aspecto al cual se le ha dado más importancia en la determinación de los patrones fenológicos (Aizen y

Vázquez, 2006; Brody, 1997). Sin embargo, la floración de varias especies a la vez, resulta en la atracción de un mayor número de polinizadores, y por tanto un incremento de la fecundidad (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Esta floración sincrónica parece deberse a que muchas plantas han desarrollado una red de señalización compleja que monitorea las condiciones ambientales (duración del día, temperatura, disponibilidad de nutrientes), determinando el “momento correcto” para florecer (Blázquez, 2005). Tales factores abióticos pueden modelar los patrones fenológicos (Aizen y Vázquez, 2006), ya que, como ha sido mencionado, determinadas condiciones "disparan" los fenómenos de floración y fructificación. Se ha considerado que la floración agregada en determinadas familias se debe a la inercia filogenética (tiempo de floración controlado de manera similar entre las especies de la familia, determinado genéticamente, y por mecanismos fisiológicos semejantes) (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Por otra parte, la floración que aparece organizada y segregada puede ser resultado del azar, por tanto los patrones obtenidos deben ser comparados con modelos nulos apropiados (Brody, 1997).

Los patrones de fenología floral observados en la naturaleza parecen reflejar compromisos evolutivos en respuesta a varias fuerzas selectivas (Brody, 1997). Entre estas fuerzas pueden encontrarse períodos históricos, en los cuales determinadas condiciones ambientales se manifiestan de la manera adecuada, así como la temporada de mayor actividad de los polinizadores. Otra idea relevante que explica los patrones fenológicos en las comunidades se refiere a la relación directa del tamaño de los frutos y la duración de la dispersión (Smith-Ramírez *et al.*, 1998). De esta manera especies cuyos frutos posean mayor talla demorarán más tiempo en dispersarse que aquellos cuyo tamaño sea menor, lo cual constituirá una atracción a los dispersores durante más tiempo (Smith-Ramírez *et al.*, 1998).

2.1.3. Fenología Reproductiva en la Conservación

En el contexto del cambio climático, y teniendo en cuenta la estrecha relación entre las condiciones ambientales y la fenología, cabe preguntarnos ¿hasta qué punto están siendo afectados los fenómenos reproductivos de las especies, debido al alargamiento o acortamiento de las estaciones, el incremento de la temperatura media o la variación en las precipitaciones?, ¿podrán las especies responder a dichos cambios de manera tal que los ciclos reproductivos permanezcan intactos?

Se podrían perder muchas relaciones ecológicas por causa de desfases temporales en el proceso reproductivo. Esto conllevaría a largo plazo a extinciones locales de especies que pueden jugar un papel muy importante en el ecosistema, por lo cual el mismo se vería afectado (Valiente-Banuet y Verdú, 2008). Por otra parte, Thomson (2010) plantea que cambios temporales de determinados fenómenos climáticos, que históricamente actúan como detonadores de la floración (por ejemplo las nevadas en climas templados), pueden causar un desfase temporal entre la floración y el período de actividad de los polinizadores. Estos cambios son en extremo desafortunados, debido a que el tiempo de floración puede influenciar de manera determinante el éxito reproductivo de una planta (ver McIntosh, 2002).

Los estudios fenológicos, por otra parte, permiten evaluar el efecto de variables ambientales en las comunidades o poblaciones vegetales. Los datos que aportan pueden ser de inestimable valor para la conservación, el manejo y la restauración ecológica, ya que permiten conocer el momento exacto para la colecta de frutos y semillas que son utilizados en la propagación *ex situ* de las especies.

2.1.4. Fenología y evolución

La evolución del tiempo de floración, su duración y sincronía pueden ser afectadas por las interacciones de las plantas con sus polinizadores y dispersores, cuya influencia en la fenología floral siempre es indirecta y está mediada por su efecto en el tiempo de fructificación (Aizen, 2003). Por otra parte, la historia natural, interacciones ecológicas y la estacionalidad del clima podrían imponer, a su vez, restricciones adicionales en la expresión fenológica (ver Smith-Ramírez *et al.*, 1998). Todos los elementos anteriormente mencionados actúan conjuntamente, generando diversidad entre las especies. Dentro de una familia o género, los caracteres reproductivos como la morfología de la flor y el fruto, así como los patrones fenológicos, pueden estar afectados por fuerzas filogenéticas y alometrías del desarrollo que limiten la segregación (ver a Smith-Ramírez *et al.*, 1998).

La evolución de la floración ha sido evaluada con frecuencia a la luz de los polinizadores (Brody, 1997; Petanidou *et al.*, 1995). Ello se debe, fundamentalmente, a que las plantas polinizadas por animales han desarrollado evolutivamente numerosas características para atraer a los polinizadores (Collin y Shykoff, 2010),

tales como: aceites esenciales, fragancias, néctar, polen, entre otros. La filogenia y factores históricos pueden limitar o delinear la respuesta evolutiva del tiempo de floración a diferentes presiones evolutivas y contribuir a moldear los patrones de floración (Aizen y Vázquez, 2006). Gross y Werne (1983) plantean que, a menudo, la evolución del tiempo de floración ha sido puesta en el contexto de la competencia, debido a que se ha observado que especies que podrían compartir polinizadores, tienden a florecer en diferentes momentos. Sin embargo, en ambientes agresivos, las condiciones ambientales podrían actuar como presiones evolutivas, generando patrones cada vez más sincrónicos. Es decir, la floración y fructificación tendrían patrones determinados en respuesta a condiciones ambientales favorables.

2.1.5. Estrategias fenológicas y Costo reproductivo

Entre los resultados que se obtienen del estudio de la fenología reproductiva de las plantas, se encuentra la determinación de la estrategia que siguen las especies para su reproducción. Se ha reportado que tanto las especies herbáceas como las arbustivas en los climas estacionales tropicales, florecen en la época lluviosa (ver Ramírez 2002; Bencke y Morellato, 2002). Por otra parte, se ha planteado que muchas especies florecen durante el período seco, cuando disminuye drásticamente el número de especies florecidas (Ramírez, 2004). Los resultados a este nivel (comunidad) están relacionados con factores climáticos, formas de vida y el momento óptimo para una reproducción exitosa, y las diferentes estrategias reducen la competencia por polinizadores o dispersores. En el caso de las especies herbáceas, Ramírez (2002), encontró que los fenómenos reproductivos ocurren luego de completarse el crecimiento vegetativo, y que además esta actividad comienza a expresarse al menos un mes antes de comenzar las lluvias. Esta relación entre la reproducción y las condiciones climáticas, especialmente la disponibilidad de agua, responden a la distribución de los recursos que debe realizarse para el desarrollo de las estructuras reproductivas. Se ha mencionado que existe un incremento en el gasto de agua durante la floración de muchas especies (De la Barrera y Nobel, 2004), lo cual es de esperar ya que este compuesto ocupa un lugar central en la vida de las plantas (Galen, 2005). Lo anteriormente mencionado adquiere significativa importancia en especies que viven en ambientes donde este recurso es escaso, ya que las especies vegetales deben realizar un

esfuerzo extra para desarrollar y mantener sus estructuras reproductivas. Existen varias maneras de medir el costo de la reproducción para las plantas, pero la mayoría están basados en la medición de la biomasa (Obeso, 2002), generalmente referido al área foliar. En este sentido, algunos autores, como Primack y Stacy (1998) no encontraron un efecto significativo de la floración en cuanto a reducción del área foliar, aunque tal efecto fue encontrado asociado a la producción de frutos. Obeso (2002) sugiere que la talla de las plantas es de vital importancia en el proceso reproductivo, lo que concuerda con Primack y Stacy (1998), que hallaron en una especie de orquídea (*Cypripedium macaule*) una dependencia de la talla inicial de la planta con la producción de flores en los años subsecuentes, así como la cantidad de las mismas. Según estos autores, las plantas más grandes tenían mayores probabilidades de seguir floreciendo durante los años consecutivos, produciendo mayor cantidad de flores que las plantas más pequeñas. También se han reportado diferencias en cuanto a la distribución de recursos entre sexos, por ejemplo, Espírito-Santo *et al.* (2003) encontraron una mayor mortalidad de plantas femeninas, asociado al estrés hídrico que estas sufren durante la producción de frutos. En estos casos se evidencia una repercusión en la demografía (Obeso, 2002) ya que estas poblaciones estarán dominadas por los individuos masculinos, esta situación puede tener implicaciones evolutivas.

2.2. Redes ecológicas

Podemos entender como red un entramado de relaciones. Tales relaciones pueden ser analizadas en diversos contextos: social, molecular, bibliométrico o ecosistémicos (redes ecológicas). Woodward *et al.* (2005) definen una red ecológica como un set de nodos (usualmente especies) que están conectados unos con otros mediante interacciones en pares. Las redes ecológicas describen la estructura de las interacciones en las comunidades naturales (Brose, 2010).

2.2.1. Generalidades

En el campo de la ecología, los ecosistemas pueden ser visualizados y analizados matemáticamente como redes (Carnicer *et al.*, 2009), en las cuales se representan las relaciones entre las especies como interacciones. Es precisamente en los ecosistemas donde es importante el número total de interacciones entre varios

individuos (Anderson y Jeldtoft, 2005), para el entendimiento de las interacciones en este nivel. Las redes están conformadas por un conjunto de especies que interactúan entre sí, generando interacciones de tipo positivo como mutualismo y comensalismo o de tipo negativo como parasitismo, depredación entre otras. Las redes más estudiadas son aquellas de interacciones entre plantas y animales, como la polinización y la dispersión, por el papel ecológico determinante que juegan, siendo estos casos de interacción mutualista (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte y Jordano, 2006; Fontaine *et al.*, 2006; Fortuna y Bascompte, 2006; Carnicer *et al.*, 2009)

En el análisis de la evolución de los mutualismos en las comunidades es muy importante comprender cómo el número y fuerza de las interacciones está distribuido entre los pares de especies (Jordano, 1987). Para el estudio de las redes, deben organizarse las relaciones observadas en matrices, donde las especies se ubican en las filas y las columnas (Bascompte *et al.*, 2003). Las relaciones recogidas en las matrices pueden representarse de dos maneras:

- Cualitativamente, en la cual “1” significa interacción entre especies, y “0” ausencia de la misma (Bascompte *et al.*, 2003; Jordano *et al.*, 2003).
- Cuantitativamente, si se recoge la cantidad de individuos o especies que interactúan (por ejemplo: 5; 38; 210; etc.) (Fontaine *et al.*, 2006).

Los datos, así presentados, son introducidos en softwares específicos para este tipo de estudio, obteniéndose resultados que caracterizan la red en estudio y permiten dilucidar los patrones de las interacciones. Además, los softwares permiten evaluar varias propiedades, características o métricas de las redes a la vez.

2.2.2. Propiedades de las redes ecológicas

Entre las principales propiedades de las redes podemos citar la asimetría, modularidad, conectividad, anidamiento y topología (Bascompte y Jordano, 2006; Anderson y Jensen, 2005; Bascompte *et al.* 2003).

La **asimetría**, consiste en la concentración de las interacciones por parte de unas pocas especies, ocupando estas un lugar central, mientras las otras se sitúan en posiciones más periféricas y presentan menor número de interacciones (Carnicer *et al.*, 2009). Estas especies (especies clave) que poseen el mayor número de

interacciones son fundamentales en las comunidades, ya que alrededor de ellas se erigen las demás relaciones.

La **modularidad** es la propiedad que cuantifica el grado de compartimentación o formación de módulos entre grupos de especies, atendiendo a la expresión de un mayor número de interacciones entre las especies que forman cada módulo o compartimento. Esta propiedad implica que las especies interactúan dentro de un compartimento o módulo, y la mayoría de las interacciones no ocurre entre los compartimentos (Bascompte y Jordano, 2006; Lewinsohn y Prado, 2006). Entre los módulos, por tanto, las interacciones están esparcidas. Se ha sugerido que la estructura modular es la más estable en las comunidades (ver Dupont y Olesen, 2009). Las especies que pertenecen a un mismo módulo comparten características que dan sentido biológico a las interacciones que tienen lugar. Por ejemplo, en el caso de las redes de polinización, tales características podrían estar asociadas a los síndromes de polinización de las especies (Silva *et al.*, 2011), por lo que en un mismo módulo estarían las especies que se complementan, las cuales no podrían interactuar de manera óptima con plantas o animales de otros módulos.

Kay y Douglas (2004) definen **conectividad** como el porcentaje observado de todas las interacciones posibles, o sea la fracción de interacciones en relación al total de interacciones posibles (Fortuna *et al.*, 2010). La conectividad puede emplearse para establecer un grado de dependencia de las especies en un ecosistema (Jordano, 1987), y por tanto evaluar el impacto de las variaciones en el número de especies. Además, mediante la conectividad se puede estimar el grado de generalización en una red (Kay y Schemske, 2004).

El **anidamiento** consiste en la interacción de las especies más especialistas solo con subgrupos de aquellas especies con las que interactúan las más generalistas (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte y Jordano, 2006). El valor de anidamiento (N) varía entre 0 y 1, siendo este su máximo valor. Por tanto, las redes más anidadas, más complejas, las que presenten más interacciones, serán las que presenten un mayor valor de N. Cuando una red tiene un mayor N significa que las especies son más dependientes entre sí, que están más interrelacionadas, por lo que cualquier disturbio al que se enfrente afectará de manera significativa a la totalidad de las especies. Recientemente se ha mencionado que el concepto de anidamiento no ha sido formalmente definido a través de relaciones matemáticas (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Por esta razón, aunque existe un consenso en cuanto a su significado,

existen muchas métricas para la medición de esta propiedad (ver Almeida-Neto *et al.*, 2008), de las cuales la más actual es *NODF*, propuesta por Almeida-Neto *et al.* (2008).

La **topología** es la estructura que cada red presenta, su arquitectura, que en cada caso es distinta, ya que depende de las interacciones que abarque y la forma en que estas se distribuyen entre las partes conformantes de la red (Jordano *et al.*, 2009). La estabilidad topológica describe a las especies como nudos de la red (Bascompte y Jordano, 2006). La estructura de las redes depende a la vez de diversos procesos, ecológicos y evolutivos, que varían con diferentes ritmos temporales, incluyendo conjuntamente variaciones estacionales en el comportamiento de las especies, y cambios morfológicos adaptativos que requieren muchas generaciones (Carnicer *et al.*, 2009). Con el conocimiento que se deriva de estudiar la estructura de la red, se puede predecir cómo los ecosistemas responden a la pérdida de especies.

Las propiedades de las redes pueden estar relacionadas entre sí, por ejemplo Fortuna *et al.* (2010) encontraron que en algunas redes mutualistas, como pueden ser las de polinización, existe una relación altamente significativa entre anidamiento y modularidad. Por otra parte, Dupont y Olesen (2009) encontraron que redes altamente modulares poseen también una alta conectividad.

Por otra parte Bascompte *et al.* (2003) describen que las redes anidadas son altamente cohesivas, lo que significa que las especies más generalistas interactúan entre sí, generando un núcleo central de interacciones al cual el resto de la comunidad está ligado. Esto traería importantes implicaciones desde el punto de vista de la conservación, ya que comunidades ensambladas de esta manera serían más resistentes a disturbios que pudiesen afectar a los ecosistemas. Bascompte *et al.* (2003) también plantean que el anidamiento organiza la comunidad de una manera asimétrica, donde las especies especialistas interactúan solo con las generalistas, lo cual es de gran importancia para la persistencia de especies raras.

2.2.3. Tipos de Redes Ecológicas

Redes Bipartitas

En este tipo de redes se presentan usualmente dos grupos diferentes (plantas y animales, por ejemplo). Como ejemplo de dichas redes se encuentran las de

polinización, dispersión, frugivoría, etc. Debido a la importancia que las mismas presentan en los ecosistemas, son las más estudiadas.

Redes Unipartitas

Este tipo de redes se encuentra en especies que pueden interactuar entre sí dentro de un mismo grupo, su estudio es menos frecuente, pero reviste gran importancia. Un caso particular de redes unipartitas son las redes de interacción entre plantas, las cuales han recibido mucha menos atención que las interacciones entre plantas y sus dispersores, consumidores o polinizadores, como apunta Thorpe *et al.* (2011). En dicho artículo se plantea que las interacciones más simples entre las plantas son la facilitación, competencia por recursos y la alelopatía. Estas interacciones tienen fuertes efectos en la composición de las comunidades y pueden constituir una importante fuerza selectiva.

2.2.4. Redes ecológicas: interpretación de patrones en casos de estudio

Estructura de la red

Una de las maneras más frecuentes de usar las redes es en la detección de la estructura de las interacciones en los ecosistemas, lo cual permite explicar los procesos que se generan en la naturaleza. En la detección de tal estructura está involucrado el cálculo de las propiedades de las redes, siendo las más frecuentes anidamiento y modularidad.

Muchos estudios de mutualismos han estado enfocados a interacciones muy específicas como redes de frugívoros (Carnicer *et al.*, 2009) o robadores y ladrones de néctar (Genini *et al.*, 2010). Sin embargo otros autores, como Bascompte *et al.* (2009) analizaron un grupo de 52 redes mutualistas, para determinar la organización estructural de las mismas. En dicho trabajo se encontró estructuras altamente anidadas, no siguiendo patrones aleatorios, resultados que concuerdan con Lewinsohn y Prado (2006). Esta estructura (anidamiento) tiene implicaciones para las comunidades (Bascompte *et al.*, 2006) pues puede producir:

- Alta cohesividad: las especies más generalistas interactúan entre sí, generando un núcleo de interacciones, al cual el resto de la comunidad se une.
- Asimetría: generada por el anidamiento, de manera que las especies especialistas interactúan con las generalistas.

Por otra parte, se ha demostrado que las redes mayores de 150 especies son siempre altamente modulares (Dupont y Olesen 2009). Tales redes se organizan, generalmente, alrededor de una o dos especies.

Examinar la topología de la red es interesante ya que permite dilucidar la forma en que se ensamblan las interacciones entre las especies. Jordano *et al.* (2009) refieren que muchos estudios han mostrado que la distribución de interacciones de muchas redes difiere significativamente de la que cabría esperar si tales interacciones se generaran al azar. Por otra parte, la topología de la red guarda una estrecha relación con aspectos de la dinámica de la red, como cuán sensible son a la pérdida de las especies.

Redes ecológicas, conservación y evolución

Una de las ventajas que proporciona el trabajo con las redes ecológicas es que puede simularse la respuesta de los ecosistemas ante la pérdida de interacciones. Además permite la interpretación de los fenómenos que ocurren en los ecosistemas desde un enfoque evolutivo. Estos estudios tienen una importancia relevante al tener en cuenta la crisis de la biodiversidad que se enfrenta actualmente (Fontaine *et al.*, 2006). En este sentido, es primordial conocer las relaciones de los organismos con variables bióticas y abióticas (McLaren y Turkington, 2010), para lo cual la teoría de redes provee una herramienta en extremo útil (Brose, 2010).

Memmot *et al.* (2004) modelaron las probables extinciones de especies vegetales a partir de la remoción de polinizadores, obteniendo patrones diferenciales de extinción de especies vegetales, según el algoritmo empleado para la extinción de los polinizadores. Este conocimiento es importante para predecir el efecto que pueden tener modificaciones en el ambiente, como la fragmentación, pérdida de hábitat o cambios en la composición de especies. Por otra parte se ha sugerido que las relaciones filogenéticas de las especies permiten predecir las interacciones que se establecen entre ellas (Rezende, Lavabre *et al.*, 2007). Esto sería de gran utilidad en la predicción de extinciones, basados en el supuesto de que se conoce *a priori* qué especies interactúan.

Las probabilidades de que una especie sea aislada de la red luego de la pérdida de otras especies son bajas en redes altamente cohesivas y con una distribución heterogénea de las interacciones (Bascompte *et al.*, 2003). Es decir, las especies que están más conectadas entre sí que lo esperado por azar, tienen menor

probabilidad de extinguirse (Fortuna y Bascompte, 2006). Por otra parte, especies muy relacionadas entre sí se organizan en subgrupos, o módulos, ya que comparten rasgos complementarios que estructuran las comunidades (Dupont y Olesen, 2009). La formación de estos módulos puede explicar la forma en que se han ensamblado determinados procesos a lo largo de la evolución. Al respecto, Dupont y Olesen (2009) proponen que los módulos representan unidades de coevolución, debido a las características que presentan las especies que los componen. Se ha planteado que los modelos de coevolución de dos especies que interactúan sugiere que los mutualismos favorecen la evolución de la complementariedad de los caracteres (Jordano *et al.*, 2011). Esto significa que la reiterada interacción de una pareja de especies provoca un acoplamiento entre las estructuras de las mismas, perfeccionándose la interacción entre ellas. Los ejemplos más conocidos de este caso se evidencian en la existencia de los síndromes de dispersión y polinización, donde existe una gran complementariedad entre las estructuras reproductivas de la flor y aquellas relacionadas con la dispersión de polen o frutos en los animales (boca, pelos, pico, etc.). Se espera que la coevolución genere interacciones agrupadas que parten de la especialización recíproca mutua entre plantas y sus polinizadores o dispersores de semillas (Montoya *et al.*, 2006). O sea, que la interacción preferencial que se establece entre las plantas con características florales afines y sus polinizadores, por ejemplo, puede determinar la formación de un módulo en los que predomina este tipo de interacción, y que será diferente de otro donde tanto las plantas como los polinizadores sean distintos. Probablemente estos módulos estarían ensamblados de acuerdo con los distintos síndromes de polinización o dispersión. En tales módulos, la elevada complementariedad que existe entre las especies puede provocar un alto anidamiento (Rezende *et al.*, 2007). Lo anteriormente mencionado puede comprenderse mejor teniendo en cuenta que las relaciones entre las plantas y los animales que las polinizan o dispersan sus frutos han jugado el papel más importante en la generación de diversidad biológica (Bascompte y Jordano, 2006).

A menudo, las interacciones se ensamblan en patrones complejos, cuyo conocimiento puede ser muy útil al planear estrategias de conservación (Bascompte y Jordano, 2006), para lo cual es importante tener en cuenta todas las interacciones implicadas. Carnicer *et al.* (2009) han planteado que un incremento en el número de interacciones, no siempre puede traducirse en efecto positivo, habría que tener en

cuenta la identidad de las especies. Al respecto Anderson y Jensen (2005), hacen referencia a las consecuencias negativas que para el ecosistema puede tener la introducción de especies no nativas.

Casos de estudio de redes unipartitas

Los estudios citados anteriormente corresponden a redes bipartitas, las redes unipartitas pueden ser sometidas a la misma clase de estudios que los citados para las redes bipartitas, y por tanto llegar a conclusiones semejantes, pero con un enfoque diferente. El enfoque de las redes unipartitas ha sido utilizado en la determinación de las fuerzas que ensamblan las redes de interacción planta-planta (Valiente-Banuet y Verdú, 2007; Rezende *et al.*, 2007; Valiente-Banuet y Verdú, 2008; Verdú *et al.*, 2009) así como el rol evolutivo de las mismas (Thorpe *et al.*, 2011).

La estructura de las redes ecológicas reales está determinada por múltiples factores, incluyendo procesos neutrales así como factores relacionados con las características de cada especie (Rezende *et al.* 2007). Enfocarse en el rol evolutivo de las interacciones planta-planta puede proveer información acerca del proceso de organización de las comunidades (Thorpe *et al.*, 2011). En otras palabras, las interacciones entre plantas pueden derivar en fenómenos evolutivos, cuyo estudio puede proveer de herramientas para explicar el ensamblaje de las comunidades. Al respecto Valiente-Banuet y Verdú (2007) proponen que las comunidades vegetales en las que se evidencia facilitación están ensambladas siguiendo un patrón de diversidad filogenética, tal efecto es causado por la existencia de facilitación en las comunidades naturales (Verdú *et al.*, 2009). Por otra parte Valiente-Banuet y Verdú (2008) demostraron que las comunidades de facilitación están ensambladas con una estructura altamente anidada en la cual las especies se conectan significativamente entre sí. Rezende *et al.* (2007) proponen que el alto anidamiento encontrado en redes de facilitación en plantas tiene su origen en la jerarquía filogenética que se observa en las comunidades.

Verdú y Valiente-Banuet (2011) plantean que los efectos combinados de la filogenia y la abundancia de las especies son el mejor predictor de las propiedades de la red, tales como la conectividad y el anidamiento que se observan en las redes de facilitación en plantas.

2.2.5. Representación gráfica de las redes ecológicas

Una de las principales ventajas de las redes ecológicas es que los resultados pueden ser expresados en forma de gráficos, lo cual facilita su interpretación. Existen varios tipos de gráficos para la representación de los resultados, siendo los más comunes: gráficos bipartitos y matrices rectangulares (Lewinsohn y Prado, 2006), aunque también existen gráficos unipartitos.

Matrices Rectangulares

La matriz rectangular consiste en dos grupos de especies, por las filas y las columnas (Lewinsohn y Prado, 2006), donde la interacción se representa gráficamente con un punto. Tales matrices pueden reorganizarse para determinar qué tipo de estructura presenta. La matriz de interacciones puede estar ensamblada no aleatoriamente de tres formas (Lewinsohn y Prado, 2006):

- *Gradiente*: banda de interacciones que se extiende a lo largo de una diagonal principal. Es poco probable en redes de plantas y animales, excepto en ensamblajes pertenecientes a ambientes estacionales donde las plantas se sustituyen recíprocamente en su floración o fructificación (Figura 1 A).
- *Compartimentado*: se reconocen subgrupos de especies interactuantes, dentro de los cuales se relacionan más que fuera de ellos (Figura 1 B).
- *Anidada*: las filas y las columnas están ordenadas en orden decreciente, de forma que muestre un progreso de subgrupos cohesos en ambas direcciones (Figura 1 C).
- *Combinada*, la cual es una continuidad entre el gradiente y la matriz compartimentada, en cada compartimento se presenta una estructura enredada (Lewinsohn y Prado, 2006), (Figura 1 D).
- *Aleatoria*, si cada planta o animal interactúa al azar con un grupo del pool total de plantas o animales (Bascompte *et al.*, 2003) (Figura 1 E).

Gráficos bipartitos

Los gráficos bipartitos presentan las especies en columnas, y las interacciones son representados como vínculos que pueden sugerir la intensidad, si no son binarios (Lewinsohn y Prado, 2006). De esta manera se puede evaluar el papel de una determinada especie en un ecosistema, en función de la intensidad de las

interacciones. En un gráfico bipartito las estructuras anidadas pueden aparecer como racimos de interacciones de densidad decreciente en cada lado, los cuales no necesitan ser simétricos (Lewinsohn and Prado, 2006). La figura 2 muestra distintas variantes de gráficos bipartitos:

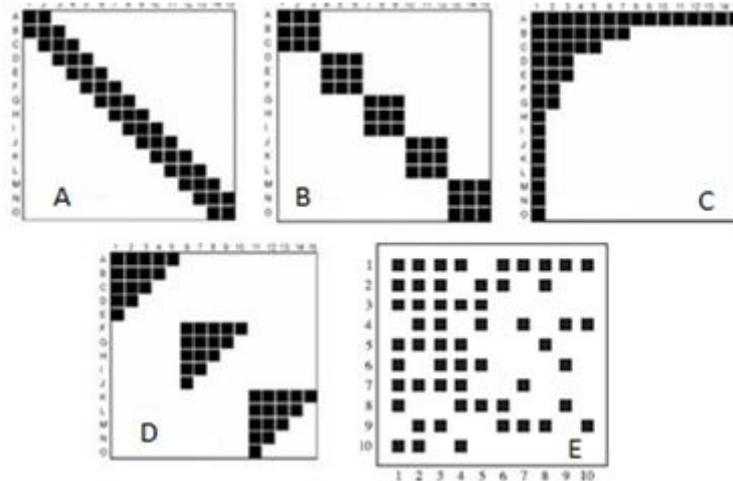


Figura 1. Tipos de representación de matrices rectangulares (Tomado de Lewinsohn y Prado, 2006). A: Representación de una red ensamblada en gradiente; B: red compartimentada; C: red perfectamente anidada; D: red combinada; E: red ensamblada al azar.

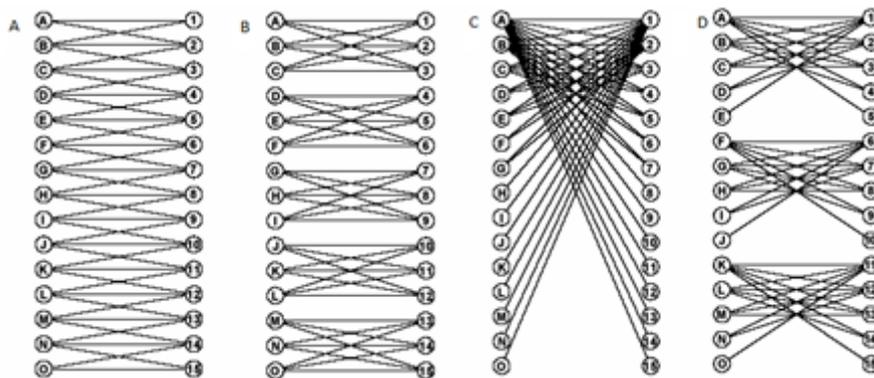


Figura 2. Representación de redes bipartitas. A: especies vinculadas; B y C: anidada; D: subgrupos. (Tomado de Lewinsohn y Prado, 2006)

Gráficos unipartitos

En el caso específico de los gráficos de redes unipartitas las especies se disponen en forma de círculo y las interacciones entre ellas se representan con líneas. En estos, las líneas pueden sugerir la intensidad de las interacciones, representándose en el grosor de las líneas (Fig.3).

Existen gráficos en forma de mapa, donde se cuantifica la cantidad de interacciones que las especies presentan. Estos gráficos permiten identificar las especies más importantes desde el punto de vista de la densidad de interacciones que cada una posee, ya que establece un patrón de colores que indica la intensidad de conexiones de cada especie. Mediante el uso de estos gráficos es muy fácil visualizar los resultados.

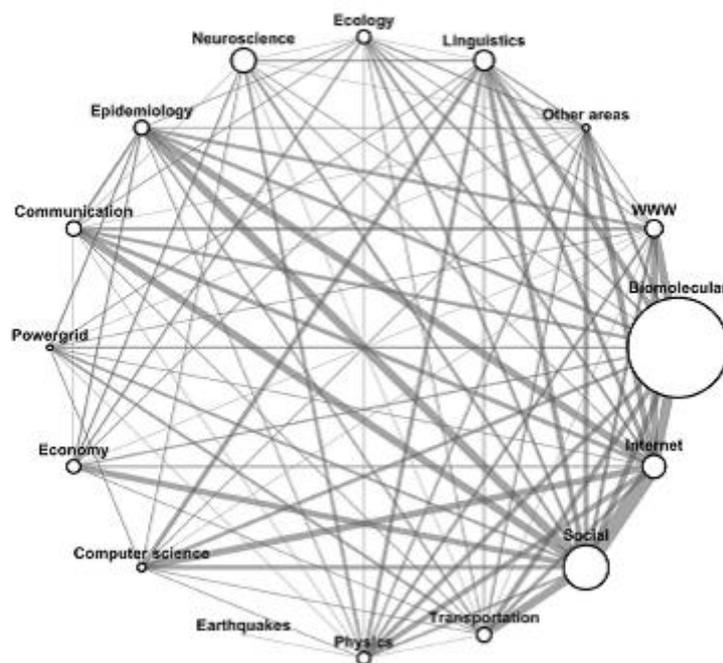


Figura 3. Representación de las relaciones que se establecen entre áreas de investigación de la Biología. El grosor de las líneas y el tamaño de los puntos en cada caso representan la intensidad de las interacciones para cada área. (Tomado de Fontonoura et al., 2008)

2.2.6. Softwares

Existen numerosos softwares para el análisis de redes, lo que, en gran medida, está influenciado por la inexistencia de un programa que abarque todas las métricas y opciones de gráficos. Entre los programas más utilizados se encuentran: el paquete bipartite para R, Pajek, Aninhado, UCINET y Netcarto (Genini *et al.*, 2010; Fortuna *et al.*, 2010; Olesen *et al.*, 2006; Jacquemyn *et al.*, 2011; Vacher *et al.*, 2008; Ricciardi *et al.*, 2010). Existen otros como NTC, Nestedness Calculator, Ataque y Dieta, pero son menos utilizados (Bascompte *et al.*, 2003; Burns, 2007).

Softwares como Anidado, NTC y Netcarto solo permiten el cálculo de una propiedad de las redes, sin embargo, Pajek y Ucinet, por ejemplo, permiten realizar otro tipo de operaciones relacionadas con la construcción de gráficos. Una de las propiedades más utilizadas por numerosos autores es el anidamiento, que cuenta con numerosos programas y métricas. Entre los programas que han sido desarrollados para calcular tal propiedad, destacan Nestedness Temperature Calculator (NTC) y Aninhado. El primero se refiere a un paquete de Visual Basic que solo permite el cálculo de anidamiento para una matriz a la vez, por lo cual el tiempo de análisis es largo (Guimaraes y Guimaraes, 2006). NTC brinda información sobre la Temperatura de la matriz (T), una medida de cuanto se aleja la matriz del perfecto anidamiento. Este programa permite, además, la prueba de hipótesis. Por otra parte, Aninhado realiza el cálculo de anidamiento en un tiempo considerablemente menor, además de brindar varios modelos nulos para la comparación de los resultados (Guimaraes y Guimaraes, 2006). La última versión de este programa (Aninhado 3.0) permite el cálculo de anidamiento mediante la métrica NODF, propuesta por Almeida-Neto (2008) que caracteriza de una manera más exacta tal propiedad.

VosViewer es un software muy utilizado en el área de las ciencias sociales, sobre todo en la bibliometría. Aunque no ha sido utilizado en el análisis de redes ecológicas, resulta ventajoso para el análisis de las mismas, pues permite construir gráficos en forma de mapas de densidad de interacciones, que ya se han mencionado en el acápite anterior.

Por último, añadiremos que la mayoría de estos programas están disponibles en internet de forma gratis, algunos de los enlaces siguientes permiten su obtención:

<http://aicsresearch.com/nestedness/tempcal.html>

<http://www.guimaraes.bio.br>

<http://www.r-project.org>

<http://etseq.urv.cat/seeslab/downloads/network-cartography-netcarto/>

Además existe la posibilidad de pasar un curso de redes ecológicas a través de <http://web.me.com/marmello/cursos/Redes.html>.

3. Materiales y Métodos

3.1. Área de estudio

El área de estudio se localiza en las serpentinitas del suroeste de la ciudad de Santa Clara, en la provincia Villa Clara, a los 22° 24'N y 79° 59' O. Forma parte de las Alturas de Cubanacán y es atravesada por uno de los afluentes del río Yabú. Está insertada prácticamente dentro del área urbana, limitando al norte con el Reparto “José Martí”, al sur con la carretera que conduce al motel “Los Caneyes” y el motel propiamente, y al este con la “Escuela de Instructores de Arte”. El área de trabajo tiene una extensión de unas 27 ha, donde se conservan los parches de vegetación de matorral xeromorfo espinoso sobre serpentina (Méndez *et al.*, 2013).

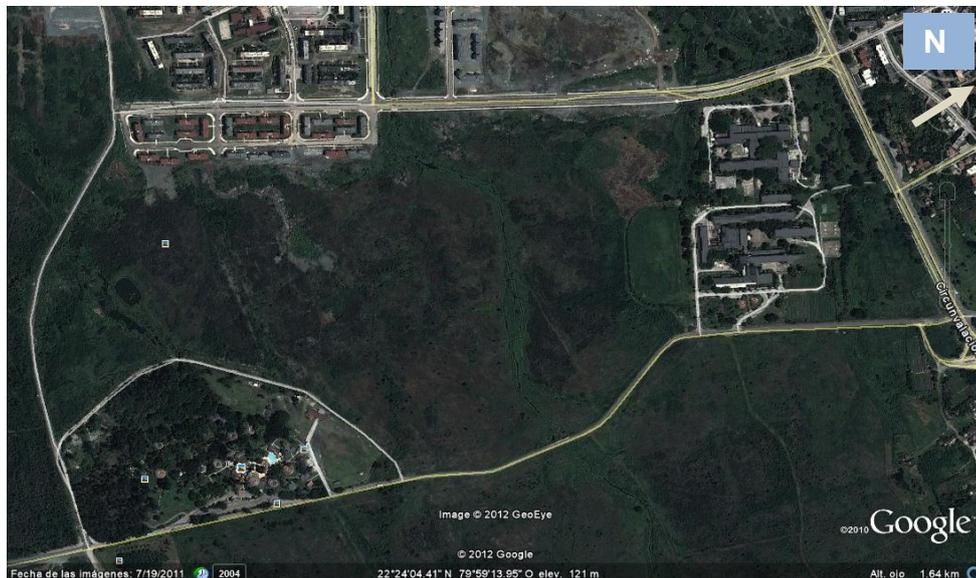


Figura 4. Foto satelital del área de estudio. (Obtenida de Google Earth).

Se establecieron 10 parcelas al azar, teniendo en cuenta abarcar la variabilidad existente entre los bordes y el interior de los parches así como garantizar la dispersión de las parcelas por la mayor cantidad de área posible. Esta cantidad de parcelas fue calculada según la fórmula: $SE_x = \sqrt{s^2/n}$, donde se consideró SE_x (error estándar de la media) como 0,1. Cada parcela mide cuatro metros de largo e igual cantidad de ancho (Méndez *et al.*, 2013).

3.2. Fenología

Selección de individuos por especies

En cada parcela se confeccionó una lista de las especies presentes, de las cuales se marcaron, en todos los casos posibles, hasta cinco individuos. Se listaron en total 53 especies y 388 individuos. Para realizar el estudio de la fenología se seleccionaron las especies más frecuentes y conspicuas siguiendo el criterio de Seres y Ramírez (1995), ya que se consideró que su aporte a la reproducción de la comunidad sería el más significativo, con lo cual el número de individuos evaluados fue 342, pertenecientes a 32 especies.

Seguimiento Fenológico

Durante dos años, se realizaron visitas al campo con una frecuencia quincenal (Herrerías-Diego *et al.*, 2006; McIntosh, 2002). A cada individuo se le registró la presencia de alguna de las fenofases siguientes: “Vegetativo”, “Botón”, “Flor”, “Fruto maduro” o “Fruto verde” (Augusto *et al.*, 2007). En el caso de las especies con fruto dehiscente, los mismos se consideraron como maduros a partir de que se observaran abiertos y durante todo el período de dispersión de las semillas (Augusto *et al.*, 2007). Los frutos carnosos, e indehiscentes, se consideraron maduros a partir de la presencia de cambios tanto en el color como en la textura de los mismos (Ramírez, 2002). Es importante señalar que, en numerosos casos, un individuo podía presentar más de una fenofase (Ramírez, 2002).

3.3. Análisis de datos fenológicos

Patrones fenológicos

Los patrones de floración y fructificación de las especies en estudio fueron analizados según dos enfoques: cualitativo, en el cual se tienen en cuenta todas las especies observadas (incluyendo las que se encontraron fuera de las parcelas), y un enfoque cuantitativo, en el cual solo se tuvieron en cuenta las especies más frecuentes (más de tres individuos). Estos análisis permiten conocer los momentos de mayor actividad fenológica, así como los espectros reproductivos de cada especie en la comunidad. En el caso de la floración se consideró dentro de ella la fenofase botón (Augusto *et al.* 2007), ya que en muchas especies la fenofase “Flor”

presenta una ocurrencia efímera, por lo cual, de no incluir la fenofase “Botón”, podría perderse la información referente a la floración.

También, se analizaron los patrones fenológicos que presentó la fructificación de todas las especies de la comunidad, teniendo en cuenta los frutos maduros y verdes por separado.

Las especies fueron clasificadas según el momento en que comenzaron su actividad reproductiva con relación a las precipitaciones. Las categorías se establecieron de manera arbitraria: especies que florecen *antes*, *durante* o *después* de las lluvias. En el caso de aquellas que presentaron su reproducción en dos o tres categorías fueron consideradas *indistintas*. Esta clasificación permite analizar las posibles estrategias reproductivas de las especies, en relación a este factor ambiental clave en esta comunidad, para maximizar su éxito reproductivo.

Se realizó una comparación entre los dos años, teniendo en cuenta el porcentaje de especies y de individuos florecidos/fructificados mediante una prueba t (Zar, 1999), para lo cual se utilizó el software Statgraphics Centurion XV (2006). Estos análisis fueron llevados a cabo con un $\alpha=0,05$.

La posible relación entre los patrones fenológicos observados y las variables climáticas (temperatura y precipitaciones) fue establecida mediante regresiones lineales y múltiples. Para ello, se consideró como variables dependientes a los porcentajes de individuos y especies florecidos o fructificados, y las precipitaciones y/o la temperatura como variables independientes (Zar, 1999). Estos análisis se realizaron con el objetivo de hallar posibles patrones fenológicos en respuesta a las condiciones ambientales, así como analizar las posibles estrategias reproductivas de las especies de la comunidad.

Se calculó un índice de Jaccard (Gurevitch *et al.* 2002) por muestreo para estimar la sincronía de los eventos reproductivos (Villalobos 2013, *com. pers.*).

Por otra parte, se analizó la organización fenológica de las especies, teniendo en cuenta el síndrome de polinización y fructificación que presentasen, con el objetivo de hallar posibles patrones. Para la determinación de los síndromes por especies se siguieron los criterios de Faegri y Vaan der Pijl (1966) y Barbosa (2006). El objetivo de este análisis fue la evaluación del posible efecto de polinizadores y dispersores en la expresión de los eventos fenológicos que tienen lugar en la comunidad.

3.4. Redes ecológicas en la interpretación de la fenología de la comunidad.

3.4.1. Matrices de interacción

Mediante el uso del software Matrix (creado *Ad hoc*) se construyeron matrices cuantitativas y cualitativas en las cuales se registraron las interacciones de cada especie con las demás.

Se consideró que dos especies interactúan si presentan actividad fenológica simultánea para alguna de las fenofases. Para cada año se construyeron matrices cualitativas y cuantitativas, para cada fenofase analizada. En las matrices cuantitativas cada valor representa el número de individuos florecidos o fructificados simultáneamente con otra, mientras que en las matrices cualitativas cada valor hace referencia a la presencia/ausencia (1/0) de actividad fenológica entre dos especies. Además, se construyeron matrices unipartitas (interacciones entre todas las especies vegetales) y bipartitas (interacciones entre las especies de planta y los meses del año en que florecieron o fructificaron). Para ser sometidas a los análisis posteriores, estas matrices debieron sufrir modificaciones particulares, en dependencia del software utilizado, estas modificaciones fueron realizadas según Mello (2013). Para cada una de las redes se calculó la conectividad que presentaban, con el objetivo de encontrar posibles relaciones con las demás propiedades que se calcularon.

3.4.2. Papel ecológico de las especies

Se evaluó la importancia ecológica de las especies incluidas en este estudio según el número de interacciones que presentaron. Para ello se utilizó el software VOSviewer (Van Eck y Waltman, 2010), el cual permitió clasificar a las especies según la densidad de interacciones de cada una. Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, se consideraron especies clave aquellas que aparecieron resaltadas en rojo.

Mello *et al.* (2011), siguiendo a Bastolla (2009), asumen que un decremento del anidamiento tiene impacto en la robustez de la misma. Sobre la base de esta asunción se removieron de la matriz las especies con mayor aporte a la fenología reproductiva, utilizando el software Ataque (Mello *et al.*, 2011). Para ello se utilizó el sub-programa flavia-tli, que permite realizar remociones independientes de cada

especie sin reposición. Teniendo esto en cuenta, las matrices obtenidas luego de la remoción de las especies fueron sometidas al cálculo de anidamiento siguiendo la metodología utilizada por Mello *et al.* (2011).

3.4.3. Sincronía de los fenómenos reproductivos

Dado que el anidamiento de las redes es una medida de la organización de las mismas, se consideró que tal métrica podría describir la sincronía de la floración y fructificación. Por definición el anidamiento expresa de qué manera los componentes de la red (especies) interactúan entre sí. En una red anidada, las especies con pocas interacciones están conectadas a un subconjunto de las parejas de las especies con más interacciones (Mello *et al.*, 2011). En este caso, al presentarse un mayor valor de anidamiento, la sincronía de la fenofase que se esté analizando sería mayor, y viceversa.

Con el objetivo de probar la hipótesis anteriormente planteada se calcularon los valores de anidamiento para estimar la sincronía de los eventos reproductivos a partir de las matrices unipartitas, además, se calculó esta métrica para explicar los patrones fenológicos temporales observados a partir de las matrices bipartitas.

Para llevar a cabo estos cálculos se utilizó el software Aninhado versión Bangu 3.0.0 (Guimaraes y Guimaraes, 2006), siguiendo a Mello (2013). Se seleccionó la métrica NODF (Almeida-Neto *et al.*, 2008), para lo cual fueron utilizadas las matrices cualitativas.

Se calculó el anidamiento entre las especies que presentaban el mismo síndrome de polinización o dispersión, con el objetivo de determinar la posible organización fenológica de las especies de acuerdo con sus síndromes de polinización y dispersión.

Los valores calculados fueron comparadas con los valores obtenidos bajo el modelo nulo 2 del software, en el cual la probabilidad de que dos especies interactúen está determinado por el número de interacciones observado (Guimaraes y Guimaraes, 2006), por lo cual se consideró que este modelo nulo brindaría resultados fiables.

Por último, se estimó el índice de correlación de Pearson para $\alpha=0,05$ (Zar, 1999) entre los valores de anidamiento (N) y los del índice de sincronía calculados mediante el índice de Jaccard, para cada muestreo, con el objetivo de evaluar la métrica N como estimador de la sincronía reproductiva.

3.4.4. Compartimentación de los fenómenos reproductivos.

Con el objetivo de describir los patrones fenológicos observados se calculó la modularidad de cada una de las redes de floración y fructificación. La modularidad es una medida de cuánto una red está estructurada en forma de subgrupos cohesivos de vértices (módulos), en los cuales la densidad de interacciones es mayor que entre subgrupos (Mello *et al.*, 2011).

Esta métrica fue calculada según el índice M (que va desde 0, no hay subgrupos, a 1, subgrupos totalmente separados) con el software Netcarto (Guimera y Amaral, 2005b) siguiendo el algoritmo propuesto por Mello (2013).

4. Resultados

4.1. Generalidades

El estudio abarca 24 familias, 30 géneros y 32 especies, de las cuales el 56% son endémicas (Anexo 1). De ellas, las más representadas son Euphorbiaceae (10%), Fabaceae (10%) y Boraginaceae (9.6%). Del total de individuos un 83.3% pertenecen al porte arbustivo, el resto se distribuyen entre los portes epífita (4.9 %), herbáceo (7.6%), lianas (2.9%) y hemiparásitas (1.2%). Las especies que se agrupan en estos últimos cuatro portes serán tratadas a partir de ahora como especies de porte herbáceo.

El 71% de las especies son hermafroditas, 23% monoicas y 6% dioicas, esta proporción es similar a lo encontrado por Jaimez y Ramírez (1999) en un bosque tropical. El 97% de las especies presentan síndrome de polinización entomófilo, predominando la melitofilia. Por otra parte, a pesar del alto número de especies con frutos carnosos (41%), en la comunidad en estudio predominan la autocoría y anemocoría (56%) como síndromes de dispersión.

4.2. Patrones Fenológicos

En la Figura 5 se muestra el gráfico que describe los patrones de floración y fructificación a nivel comunitario durante los dos años de estudio. Puede observarse que en el primer año se presenta una disponibilidad de flores y frutos durante todo el período. Se aprecia que ambos fenómenos reproductivos presentan un patrón unimodal, es decir, un momento en el año con alta actividad, existiendo un máximo porcentaje de individuos florecidos entre los meses de Abril y Julio, mientras que para los individuos fructificados el máximo se presenta en Julio. Además, puede apreciarse que los picos fenológicos aparecen asociados a las condiciones climáticas.

Los patrones de floración y fructificación durante el segundo año aparecen organizados de manera similar a los observados durante el primer año, aunque se observa una menor conspicuidad. Los máximos valores de floración y fructificación se aprecian en los meses de Abril-Junio y Julio, respectivamente. Al igual que en el caso anterior se aprecia que existe disponibilidad de frutos y flores durante todo el año.

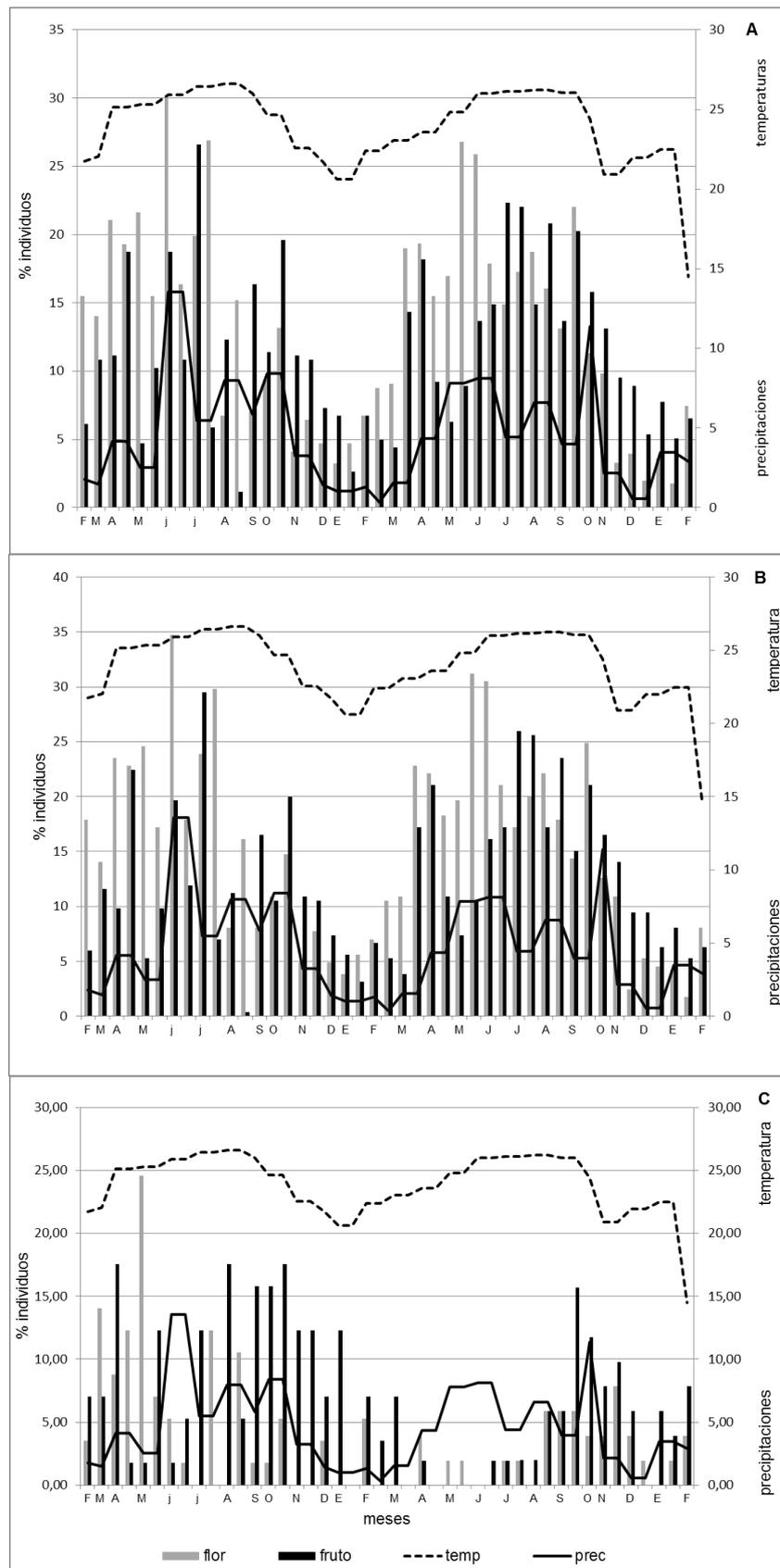


Figura 5. Porcentaje de individuos florecidos y fructificados por cada visita durante los dos años de estudio (año 1: 27 de febrero 2011-8 de febrero 2012; año 2: 25 de febrero 2012-7 de febrero 2013). A: para toda la comunidad, B: para las especies arbustivas, C: para las especies herbáceas.

Durante el primer año de estudio las especies de porte arbustivo presentan un patrón semejante al de la comunidad como un todo (figura 5). En este caso, se presenta una disponibilidad de flores y frutos de manera constante durante todo el año, lo cual no se observa en las especies de porte herbáceo.

Los patrones fenológicos de las especies de porte herbáceo presentan una forma bimodal, que no aparecen asociados a las variables climáticas. Por otra parte, los picos fenológicos entre los portes arbustivo y herbáceo aparecen separados.

Es de notar que en todos los casos existe un bajo porcentaje de individuos florecidos y fructificados, que se encuentra alrededor del 30%, siendo menor en el caso de las herbáceas (25%). En la figura se puede apreciar que durante el segundo año se produjo una disminución en el porcentaje de individuos con actividad fenológica, siendo más evidente en el caso de las especies de porte herbáceo.

A pesar de lo anteriormente mencionado, la prueba t no arrojó diferencias estadísticamente significativas entre los porcentajes de individuos florecidos y fructificados a nivel de comunidad (flor: $t=0,077$; $P=0,938$; fruto: $t=0,070$; $P=0,489$). En el caso de las especies de porte herbáceo se encontraron diferencias significativas tanto para el porcentaje de individuos florecidos ($t=2,21$; $P=0,032$) como fructificados ($t=2,97$; $P=0,005$).

Los análisis realizados para determinar la relación entre la actividad fenológica y las variables climáticas se resumen en la Tabla I.

Al analizar el porcentaje de especies que se encuentran florecidas y fructificadas (ver Figura 6) se observan patrones unimodales que aparecen asociados a las variables climáticas. Los máximos valores de especies florecidas se encuentran en la primera mitad del año, mientras que los mayores valores de especies fructificadas aparecen a partir de Junio.

Se puede apreciar que el porcentaje de especies fructificadas se encuentra cerca del 70%, mientras que en el caso de las flores está alrededor de 53%. Estos valores son inferiores durante el segundo año para ambos fenómenos reproductivos.

Durante los años estudiados se presenta una mayor cantidad de especies fructificadas que de especies florecidas (Figura 6). En el segundo año se aprecia una disminución en el porcentaje de especies florecidas y fructificadas. A pesar de estas observaciones, la prueba t no arrojó diferencias estadísticamente significativas entre los porcentajes de especies florecidas ($t=0,12$; $P=0,903$) y fructificadas ($t=0,36$; $P=0,207$) entre los dos años (Tabla I).

Tabla I. Relación entre las variables climáticas y la actividad fenológica. Se muestran los valores de P obtenidos de la regresión entre la actividad fenológica y las variables climáticas. En negrita se señalan los resultados que muestran significación estadística para $\alpha=0,05$. (Prec: Precipitaciones; Temp: Temperaturas)

		2011-2012			2012-2013		
		Prec	Temp	PrecxTemp	Prec	Temp	PrecxTemp
		flor/fruto	flor/fruto	flor/fruto	flor/fruto	flor/fruto	flor/fruto
% individuos	Comunidad	0,051/ 0,078	0,032/ 0,072	0,014/ 0,156	0,003/ 0,083	0,002/ 0,003	0,001/ 0,013
	Arbustivas	0,048/ 0,097	0,003/ 0,072	0,013/ 0,172	0,005/ 0,076	0,019/ 0,002	0,002/ 0,008
	Herbáceas	0,563/ 0,687	0,256/ 0,687	0,075/ 0,922	0,836/ 0,770	0,529/ 0,325	0,816/ 0,605
% especies	Comunidad	0,298/ 0,817	0,034/ 0,0001	0,119/ 0,716	0,298/ 0,817	0,566/ 0,817	0,119/ 0,0002

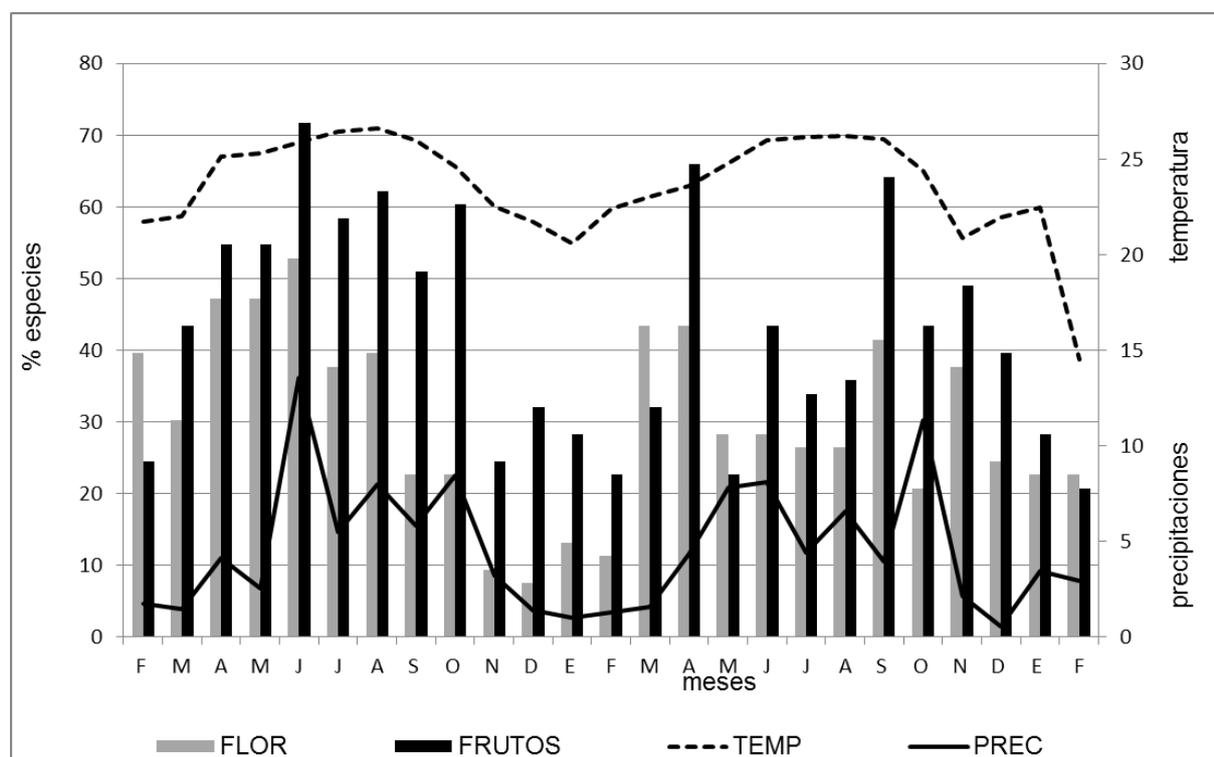


Figura 6. Porcentaje de especies florecidas y fructificadas por meses durante los dos años de estudio (año 1: 27 de febrero 2011-8 de febrero 2012; año 2: 25 de febrero 2012-7 de febrero 2013).

Al analizar los patrones fenológicos de frutos maduros y verdes en los años estudiados se observa que durante todo el año se mantiene cierta disponibilidad de recursos tróficos (Figura 7).

Durante el período estudiado se presentan patrones que no aparecen relacionados con las variables climáticas, presentándose los mayores valores de frutos maduros (FM) durante el periodo seco. Los máximos valores de frutos verdes (FV) se encuentran al inicio y al final de la temporada lluviosa. En ninguno de los dos casos se encuentran diferencias estadísticamente significativas mediante la prueba t (FM: $t=0,36$; $P=0,721$; FV: $t=-0,39$; $P=0,693$).

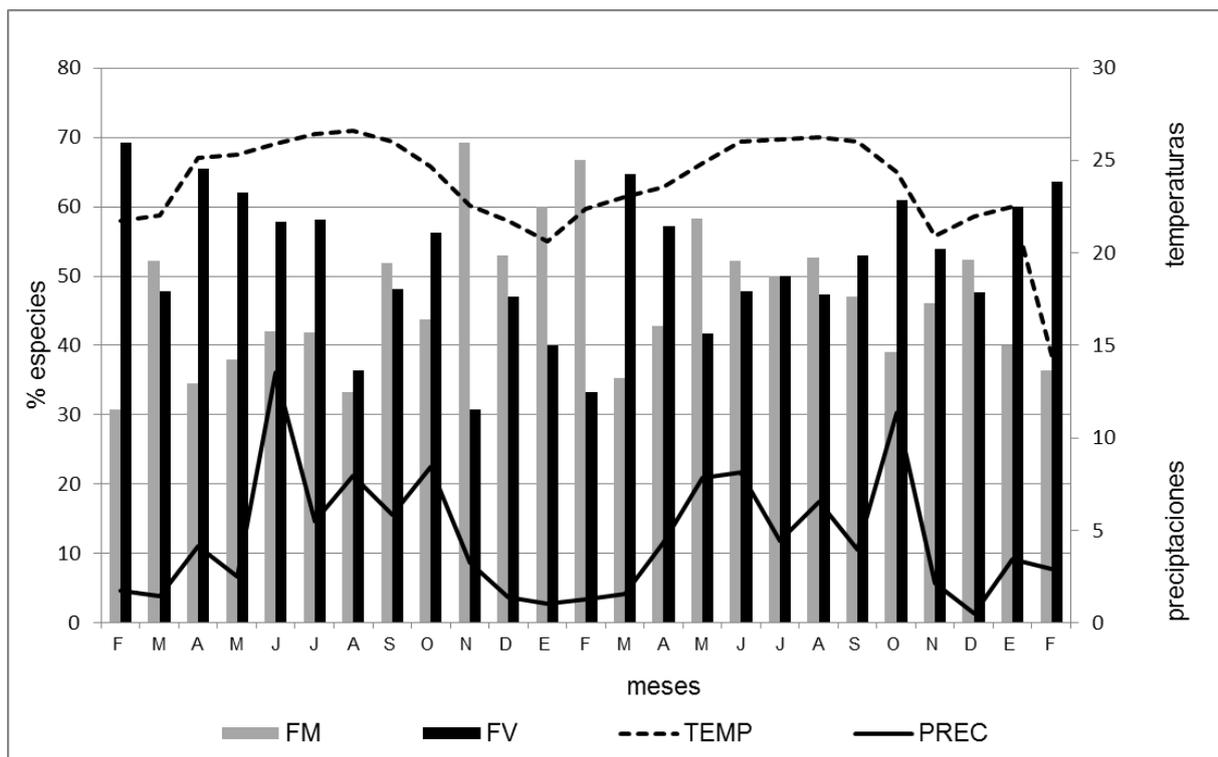


Figura 7. Porcentaje de especies con frutos maduros y verdes por meses durante los dos años de estudio (año 1: 27 de febrero 2011-8 de febrero 2012; año 2: 25 de febrero 2012-7 de febrero 2013).

A pesar del patrón general encontrado, se pudo comprobar que en la comunidad existen dos posibles estrategias, que se diferencian entre sí por la duración del proceso reproductivo (Anexo 2). Algunas especies poseen una actividad fenológica de larga duración, mientras que otras presentan una corta duración. Dichas especies aparentan distintas asociaciones con el patrón general de lluvias, respecto al inicio de la floración o fructificación (Anexo 1). La mayoría de las especies presentan reproducción agrupada en dos o todas las categorías, por lo que son consideradas

indistintas. Solo seis especies presentan alguno de los fenómenos reproductivos restringidos a una de las categorías (ver Anexo 1).

En las Figuras 8 y 9 se observa la cantidad de especies florecidas y fructificadas en cada mes, teniendo en cuenta los principales síndromes de polinización (abejas, polillas/mariposas, escarabajos/dípteros, murciélagos y aves) y dispersión (murciélagos, aves, anemocoría y autocoría) respectivamente.

Las especies con síndrome de polinización por abejas y polillas/mariposas presentan su máxima actividad fenológica durante la primera mitad del año, mientras que en el segundo año se presenta una mayor variabilidad. En ambos años se observa que las especies que poseen quiropterofilia y ornitofilia presentan un patrón temporal restringido.

Los máximos valores de especies con síndromes de dispersión anemócoro y autócoro se presentan durante los meses de Abril y Octubre en ambos años. Durante el segundo año se observan valores de especies fructificadas más variables con respecto al año anterior. En el caso de las especies con síndrome de dispersión por aves, se observa una actividad expandida durante los dos años.

4.3. Papel ecológico de las especies

En la tabla II se pueden apreciar las especies consideradas como “especies clave” luego de construir los mapas de densidad (Anexo 3).

Tanto en la floración como en la fructificación aparece *Bourreria microfila* Griseb. como una de las especies con mayor número de interacciones. En el caso de la fructificación aparece *Rondeletia camarioca* C.Wright como una de las especies más significativas en la fructificación de ambos años. Por otra parte, *Neobracea valenzuelana* Urb, *Erythroxylum echinodendron* Ekman y *Croton heteropleurus* Urb se repiten como especies sobresalientes en la floración de los dos años.

Tabla II. Especies que presentaron la mayor concentración de interacciones en la comunidad.

	Floración	Fructificación
2011-2012	<i>Bouyeria microfila</i>	<i>Bouyeria microfila</i>
	<i>Neobracea valenzuelana</i>	<i>Bonania emarginata</i>
	<i>Croton heteropleurus</i>	<i>Rondeletia camarioca</i>
	<i>Erythroxyton echinodendron</i>	<i>Tillandsia bulbosa</i>
		<i>Croton heteropleurus</i>
2012-2013	<i>Bouyeria microfila</i>	<i>Bouyeria microfila</i>
	<i>Neobracea valenzuelana</i>	<i>Bonania emarginata</i>
	<i>Croton heteropleurus</i>	<i>Rondeletia camarioca</i>
	<i>Erythroxyton echinodendron</i>	<i>Croton heteropleurus</i>
	<i>Malpighia nummularifolia</i>	<i>Neobracea valenzuelana</i>
	<i>Croton sp.</i>	

Luego de la remoción de las especies que se repiten como las más significativas en la reproducción durante los dos años (Tabla II), se obtuvo una variación de NODF entre 2% y 17%.

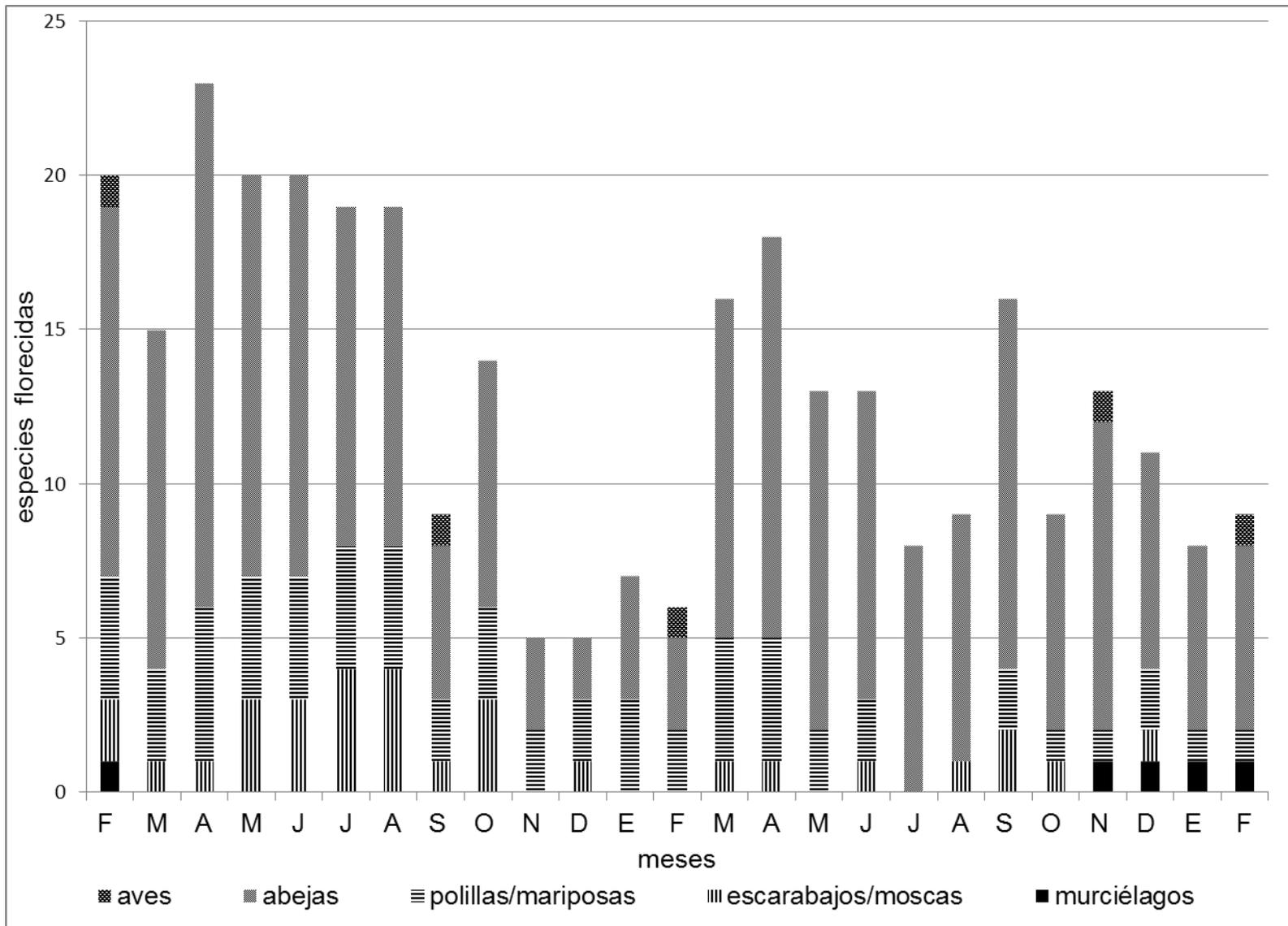


Figura 8. Organización fenológica de los síndromes de polinización durante los años de estudio

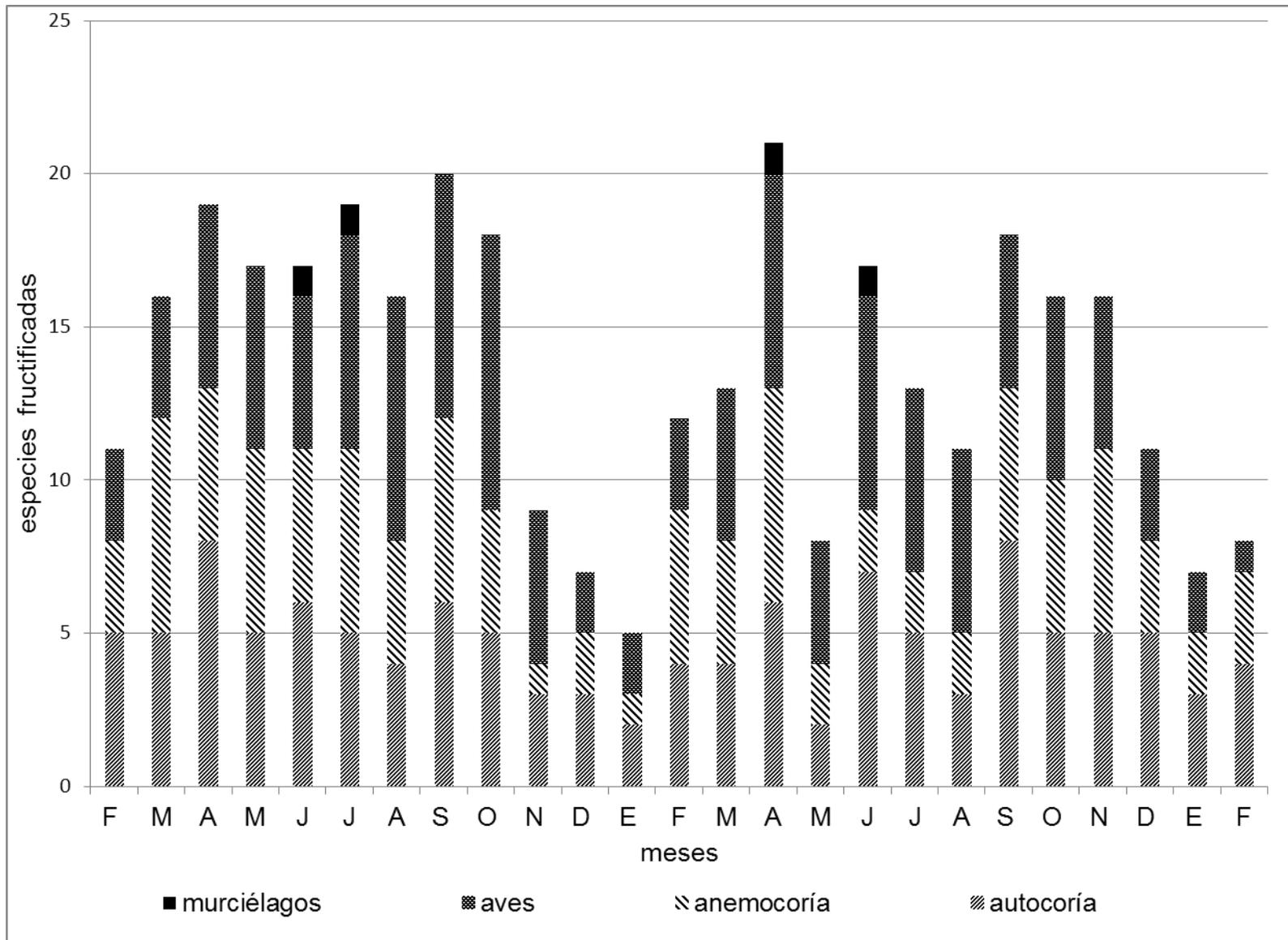


Figura 9. Organización fenológica de los síndromes de dispersión durante los años de estudio.

4.4. Sincronía de los fenómenos reproductivos

En la tabla III se resumen los datos de anidamiento calculados para estimar la sincronía de los fenómenos reproductivos y explicar los patrones fenológicos temporales observados.

Se observa que en los dos años estudiados los valores de anidamiento calculados para estimar la sincronía se encuentran en un rango de medio a altos. Durante el primer año los valores de anidamiento observados fueron menores que los esperados, mientras que en el segundo año esta relación se invirtió.

En el caso de los valores de anidamiento calculados para explicar los patrones temporales observados, puede apreciarse que en todos los casos los valores son bajos y mayores que lo esperado por azar.

Tabla III. Valores de anidamiento observados (N) y esperados según el modelo nulo (Nce) obtenido del análisis de las matrices unipartitas (Sincronía) y bipartitas (Patrón temporal).

	Sincronía		Patrón temporal	
	2011-2012	2012-2013	2011-2012	2012-2013
Floración	N= 78.63	N= 79.47	N= 66.28	N= 61.12
	N ce= 80.71	N ce= 78.51	N ce= 51.60	N ce= 52.52
Fructificación	N= 70.72	N= 79.17	N= 55.86	N= 59.64
	Nce= 77.34	Nce= 76.23	N ce= 50.29	N ce= 49.18

El índice de Jaccard arrojó valores por encima de 0,5 en todos los casos, tanto para la floración como para la fructificación. Al correlacionar estos valores con los de anidamiento, se obtiene una relación positiva, con un Coeficiente de Correlación encontrado entre 0,59 y 0,91, siendo estadísticamente significativo en todos los casos.

Al analizar el anidamiento calculado por síndromes se obtuvieron valores bajos y medios en todos los casos (Tabla IV). Tanto para la floración como para la fructificación se obtienen valores más bajos que lo esperado según el modelo.

Las matrices analizadas mostraron altos valores de conectividad, los cuales se encontraron entre 0,7 y 0,9.

Tabla IV. Valores de anidamiento observados (N) y esperados según el modelo nulo (Nce) obtenido del análisis de las matrices construidas por síndromes

		Año 1(N/Nce)	Año 2 (N/Nce)
Polinización	Abejas	21,67/68,96	51,81/73,76
	Escarabajos-Dípteros	57,02/58,73	50,00/51,14
	Polillas-Mariposas	0/64,91	0/66,88
Dispersión	Anemocoría	27,78/67,09	56,48/69,82
	Autocoría	57,14/69,31	57,54/69,85
	Ornitocoría	25,45/70,71	70,89/71,20

4.5. Compartimentación de los fenómenos reproductivos.

Al calcular la modularidad (tabla IV) para ambos años estudiados se obtienen valores extremadamente bajos de modularidad (M). En todos los casos se generaron dos módulos, que apenas se separan, como puede detectarse de los valores obtenidos.

Estos valores de M, al encontrarse más cercanos a 0 que a 1 significan que no existe modularidad en las matrices observadas.

Tabla V. Valores de modularidad durante los dos años de estudio.

	2011-2012	2012-2013
Floración	M=0.047	M=0.062
Fructificación	M=0.055	M=0.092

5. Discusión

5.1. Patrones fenológicos

Los patrones fenológicos caracterizados a través del de anidamiento (N) muestran que existe una extensión temporal de la actividad fenológica. Este resultado concuerda con los valores de modularidad (M) obtenidos, ya que estos indican que no se forman compartimentos, por lo cual la reproducción ocurre de manera expandida en el tiempo.

La modularidad es una medida de la estructuración de las redes de interacción en forma de subgrupos. Genini *et al.* (2010) plantearon que la modularidad encontrada en redes planta-animal se debe a la especificidad de las interacciones que se establecen. Por ejemplo, Silva *et al.* (2011) encontraron redes de polinización modulares, donde los síndromes determinan las interacciones que se establecen en las matrices. En este caso de estudio la ausencia de esta propiedad indica que se establece un alto número de interacciones entre todas las especies y no entre subgrupos de ellas, por lo cual no se genera la estructura compartimentada.

Fortuna *et al.* (2010) encontraron que en redes altamente conectadas es de esperar altos valores de anidamiento y bajos de modularidad, y que la información que proveen estas propiedades es redundante. Los valores de N y M obtenidos se corresponden con estos resultados encontrados para redes de interacción entre plantas y animales. Sin embargo en este caso, aunque se cumple dicha relación, la información que brinda el cálculo de las propiedades es redundante, de manera que ambas explican los patrones fenológicos observados.

Los picos de floración observados se corresponden con lo encontrado por Corlett (1993), quien plantea que los máximos de floración que aparecen entre los meses Abril y Julio son típicos de comunidades vegetales en el hemisferio norte estacional. Además se ha planteado que los patrones de floración de las especies vegetales se corresponden con la actividad de sus polinizadores (Corlett, 1993; Bencke y Morellato, 2002; Aizen 2006). En la comunidad en estudio la mayor parte de las especies presentan flores adaptadas a la polinización entomófila, lo que sugiere que los polinizadores podrían ser insectos. Borhidi (1985) plantea que en la flora cubana las flores pequeñas son polinizadas generalmente por insectos. Según Borhidi (1991), las especies endémicas de Cuba se caracterizan por una marcada micrantia,

lo cual refuerza el papel de los insectos como polinizadores de la flora cubana y en especial sobre serpentinias (Faife *et al.*, 2012). Por otra parte, se ha planteado que la actividad de los insectos está ligada a las condiciones ambientales (Schowalter, 2011), lo cual podría explicar los patrones de floración encontrados.

La presencia de un pico de fructificación durante los meses de invierno podría estar influenciada por la presencia de aves migratorias en este momento del año, lo cual ha sido planteado por Corlett (1993). Por otra parte, este autor también ha referido que la existencia de un pico de frutos maduros en los meses más secos podría significar una ventaja para las especies que presentan dispersión por el viento (Corlett, 1993). Esto tiene importancia en el caso específico de este estudio, ya que existe un alto porcentaje de especies cuya dispersión se puede ver favorecida por el viento. Entre estas especies el 30% presentan síndrome de dispersión autócora, lo cual podría conferir una ventaja a la colonización de suelos rodeados de roca expuesta (Conceição *et al.*, 2007).

El patrón de fructificación observado a nivel de especies indica que aunque muchas especies fructifican al inicio de la temporada lluviosa, existe un alto número de especies que lo hacen durante el segundo semestre de año, este resultado fue encontrado también por Vílchez *et al.* (2008). Al analizar los patrones de fructificación de las especies herbáceas y arbustivas se encuentra una separación temporal, lo cual ha sido encontrado también por otros autores (ver Ramírez, 2002). Las diferencias entre los valores de individuos y especies florecidos/fructificados puede deberse a que muchas especies presentan un largo período de fructificación, lo cual ha sido planteado por Corlett (1993).

Los bajos porcentajes de individuos florecidos y fructificados podrían deberse a una estrategia evolutiva mediante la cual se reproducen los individuos que mayor cantidad de energía tienen acumulada. Lo anteriormente mencionado ha sido planteado por Vílchez *et al.* (2008), y puede explicarse teniendo en cuenta el alto costo que representa la reproducción. En el caso de las especies que presentan largos períodos reproductivos podría favorecerse esta “estrategia”, ya que se garantiza que en cada período se reproduzcan los individuos que mayor “disponibilidad de energía” presenten, de manera que pueda asegurarse el éxito reproductivo de la especie. Los largos períodos reproductivos podrían estar relacionados con la cantidad de flores producidas por unidad de tiempo. Al respecto, Galen (2005) plantea que, en condiciones de aridez, la distribución de recursos para

sostener el *display* floral, puede ser costosa para el futuro crecimiento y supervivencia de la planta. Teniendo esto en cuenta, las especies con largos períodos reproductivos podrían estar formando un bajo número de flores/frutos por unidad de tiempo de manera sostenida. Aunque en el presente trabajo no se demuestra lo planteado anteriormente, esta estrategia reduciría el costo de la reproducción. Además, se ha planteado que los *display* complejos representan un alto costo en términos energético (Glover, 2007).

Fenología y clima

La forma unimodal de los patrones fenológicos se corresponde con los datos de pluviosidad y temperaturas, presentándose los momentos de mayores valores de floración y fructificación durante los meses más húmedos y calurosos. Los valores de N demuestran que existe una relación entre la fenología y la actividad climática que presenta una significación estadística (ver Tabla I). Estos resultados se corresponden con otros encontrados en climas tropicales por Corlett (1993), Ramírez (2002) y Vélchez *et al.* (2008).

La fenología ha evolucionado de manera que determinadas variables climáticas son indicadores confiables del esfuerzo reproductivo (Inouye, 2008). Lo anteriormente mencionado podría ser relevante analizado en el contexto de ecosistemas áridos (como es el caso del presente estudio) dado que la floración y la fructificación son procesos costosos para las plantas.

Ramírez (2002) encontró que los factores asociados a la humedad juegan el rol más importante en el control de la floración de arbustos tropicales. Coincidentemente, los patrones fenológicos observados sugieren que el inicio de la floración se activa con niveles relativamente bajos de precipitaciones. Esto podría estar influenciado por variaciones locales en el régimen de lluvias. Esta estrategia podría representar una ventaja adaptativa que garantice la coincidencia de la fructificación con los períodos de máximas precipitaciones, para maximizar el éxito reproductivo de las especies.

La interacción de las variables ambientales con los patrones fenológicos genéticamente determinados, parecen estar provocando varios eventos de reproducción sucesivos, que dependiendo de la duración individual de cada uno pueden o no estar superponiéndose. Esto genera los patrones, ampliamente extendidos en el tiempo, como por ejemplo en *Croton heteropleurus*. Además

parecen existir eventos individuales que no son lo suficientemente largos como para superponerse unos con otros, como por ejemplo en *Plumeria clusoides*, lo que explica el resto de los patrones observados.

Conceição *et al.* (2007) encontraron una correlación positiva entre la caída de las lluvias y la formación de flores, en este estudio no se encontró dicha relación, a pesar de que las observaciones de campo sugieren su existencia. Tal resultado puede estar determinado porque los datos de las precipitaciones no proceden del área de estudio sino de la estación meteorológica más cercana, ubicada a unos 11km. Sin embargo, la relación encontrada entre las fenofases estudiadas con temperaturas-precipitaciones, sugiere que los fenómenos reproductivos dependen de la acción combinada de los parámetros ambientales más que de sólo uno de ellos.

La actividad reproductiva de las especies herbáceas parece estar menos relacionada con las condiciones climáticas. Se ha planteado que en algunas especies el costo de agua que implica el desarrollo de estructuras reproductivas es suficientemente alto para explicar la muerte de la planta vegetativa luego de un solo acto reproductivo (Galen, 2005). Lo anteriormente planteado ha sido constatado mediante observaciones de campo, ya que algunas especies tienen largos períodos de crecimiento vegetativo luego del cual se reproducen y mueren, como es el caso de *Agave brittoniana* Trel., *Tillandsia* spp. Las diferencias entre los patrones fenológicos podrían estar relacionadas con la disminución de especies de porte herbáceo con capacidad reproductiva durante el segundo año.

Patrones fenológicos según los síndromes de polinización y dispersión

La interpretación de los patrones fenológicos según los síndromes de polinización y dispersión, sugiere una segregación fenológica temporal de las especies que potencialmente comparten polinizadores o dispersores. Esto podría asegurar la atracción a polinizadores y dispersores, ya que se presenta una variedad de recursos disponibles durante todo el año. Estos resultados se corresponden con los valores de N obtenidos entre las especies que comparten el mismo síndrome (ver Resultados).

Lo anteriormente mencionado podría esperarse en esta comunidad como un mecanismo para evitar la competencia por los servicios de polinización y dispersión.

El bajo número de especies con síndromes de polinización por vertebrados podría estar dado por el alto costo que representa para las plantas el desarrollo de estructuras atractivas para este grupo de animales, como ha sido planteado por Glover (2007).

5.2. Papel ecológico de las especies

La importancia ecológica de las especies con mayor número de interacciones se demuestra a través de la variación registrada en los valores de NODF, luego de ser removidas de las matrices. Mello *et al.* (2011) encontraron redes robustas ante la extinción de especies de plantas y animales, lo cual implica que ante la extinción de una especie animal no se perderá el servicio de dispersión de las plantas relacionadas con ella. En este estudio todas las especies interactúan estrechamente mediante los eventos reproductivos, por lo cual las especies removidas de la red juegan un papel central en el patrón sincrónico observado. Por tanto, de no estar presentes estas especies, se podrían generar vacíos de actividad fenológica, lo cual posiblemente tendría un impacto negativo sobre la atracción de los polinizadores y dispersores.

Lo anteriormente mencionado cobra relevancia particular en esta comunidad, ya que la misma ha sido sometida de manera continua a una fragmentación que ha reducido su área natural considerablemente (Méndez *et al.*, 2013). En este sentido, estos resultados aportan una información valiosa para futuras estrategias de restauración o para la creación de colecciones *ex situ*. Este conocimiento identifica qué especies dentro de la comunidad deben recibir atención prioritaria. Los resultados obtenidos sugieren que de estas especies depende el correcto funcionamiento de la polinización y dispersión en la comunidad.

Las especies removidas de la red agrupan la mayoría de las interacciones que se establecen en la comunidad. Estas especies se encuentran entre las más abundantes en el ecosistema y sus eventos reproductivos se encuentran expandidos en el tiempo, por lo que probablemente posean elevado número de interacciones. Lo anteriormente planteado se explica porque el número de interacciones de una especie depende directamente de la cantidad de individuos y la duración de los eventos reproductivos.

La mayoría de las especies con aporte significativo a los fenómenos reproductivos pertenecen al porte arbustivo. En el caso de las especies de porte herbáceo, destaca *Tillandsia bulbosa* que se encontraba representada en alto número durante el primer año. Durante el segundo año no se encuentra entre las especies con aporte significativo a la fenología debido a que los individuos presentes no alcanzaron la talla requerida para la reproducción.

5.3. Sincronía en los fenómenos reproductivos

Los valores de anidamiento encontrados sugieren la presencia de sincronía en los fenómenos reproductivos con valores en el rango de medios a altos. Estos resultados se complementan con los patrones fenológicos extendidos en el tiempo (ver Resultados). La relación existente entre los valores de sincronía calculados (Índice de Jaccard y Anidamiento) demuestra la capacidad de N como estimador de la sincronía.

Se ha planteado con anterioridad que la presencia de varias especies en la floración puede incrementar las visitas de los polinizadores, debido al incremento global del recurso floral (Feisinger, 1987). Sin embargo, los resultados obtenidos apuntan a una segregación temporal de los eventos fenológicos, lo cual podría estar relacionado con una deficiencia en el servicio de polinización. La expresión de este patrón sugiere una adaptación comunitaria para evitar la competencia por polinizadores, maximizando la eficiencia de los recursos invertidos en la floración. Elemento este de gran importancia en comunidades que soportan altos niveles de *stress* ambiental.

Las diferencias en los valores de anidamiento entre los dos años podría deberse al procedimiento necesario para calcular N (ver Almeida-Neto *et al.* 2008), ya que ha sido planteado por Fortuna *et al.* (2010) que resulta extremadamente complejo organizar un alto número de interacciones.

Conclusiones

Los fenómenos reproductivos a nivel de comunidad presentan amplia extensión temporal, con valores de medios a altos de sincronía y relacionados con las condiciones climáticas.

La comunidad estudiada presenta una posible estrategia fenológica para evitar la competencia por polinizadores y dispersores.

Las propiedades de redes ecológicas empleadas constituyen estimadores confiables de los patrones fenológicos estudiados en esta comunidad.

Recomendaciones

Replicar este estudio teniendo en cuenta datos cuantitativos de flores y frutos que permitan contrastar nuestros resultados.

Extender la aplicación de las redes ecológicas al estudio de la fenología de otras comunidades vegetales que permitan validar su aplicación en las mismas.

Referencias

- Aizen, M.A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistelote. *Ecology* 84(10): 2613–2627.
- Aizen, M.A. y Vázquez, D.P. 2006. Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? *Ecography* 29: 357-366.
- Almeida-Neto M., Guimaraes P., Guimaraes P.R., Loyola R.D. & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117(8):1227–1239.
- Anderson, P.E. y Jensen, H.J. 2005. Network properties, species abundance and evolution in a model of evolutionary ecology. *Journal of Theoretical Biology* 232: 551–558.
- Barbosa, L.; Velázquez, A. y Mayorga-Saucedo, R. 2006. Solanaceae composition, pollination and seed dispersal síndromes in Mexican Mountain Cloud Forest. *Acta bot. bras.* 20(3): 599-613.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. *En: Pascual, M. y Dunne, J. (Eds.). Ecological networks.* Oxford University Press, Oxford, US. P 143-159.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián C.J. y Olesen J.M. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *PNAS* 100 (16): 9383–9387.
- Bencke, C. y Morellato, L.P. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasil. Bot.* 25 (3):269-275.
- Blázquez, M.A. 2005. The Right Time and Place for Making Flowers. *Science* 309: 1024.
- Borhidi, A. 1985. Phytogeographic survey of Cuba. I. The phytogeographic characteristics and evolution of the flora of Cuba. *Acta Botánica Hungárica* 31 (1-4): 3-34.
- Borhidi, A. 1991. Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. *Akadémiai Kiadó. Budapest.* Pp. 923.

- Brody, A.K. 1997. Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78 (6):1624-1631.
- Brose, U. 2010. Improving nature conservancy strategies by ecological network theory. *Basic and Applied Ecology* 11: 1–5.
- Burns, K.C. 2007. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology* 1-10.
- Carnicer, J; Jordano, P; Melián y C.J. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology* 90 (7): 1958-1970.
- Collin, C.L. y Shykoff, J.A. 2010. Flowering phenology and female fitness: impact of a pre-dispersal seed predator on a sexually polymorphic species. *Plant Ecology* 206:1–13.
- Conceição A.A.; Silveira Funch, L. y Rubens Pirani, J. 2007. Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”, northeastern Brazil: population and community analyses. *Revista Brasil. Bot.* 30 (3):475-485.
- Corlett, R.T. 1993. Reproductive phenology of Hong Kong shrubland. *Journal of Tropical Ecology* 9(4):501-510.
- da Fontoura, L.; Costa, O.; Oliveira, N. Jr.; Travieso, V.; Aparecido, F.; Ribeir, P.; Boas, V.; Antiqueira, L.; Palhares, M.; Correa, L.E. 2008. Analyzing and Modeling Real-World Phenomena with Complex Networks: A Survey of Applications. *ADVANCES IN PHYSICS* 60 (3): 329-412
- De la Barrera, E. y Nobel, P.S. 2004. Nectar: properties, floral aspects and speculations on origin. *Trends in Plant Science* 9(2):65-69
- 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.
- Faegri, K. y Van der Pijl, L. 1966. The principles of pollination ecology. Pergamon Press Ltd. Oxford, London, 248pp
- Faife-Cabrera, M.; Díaz-Alvarez, E.; Cañizares-Morera, M. y Torres-Roche, E.M. 2012. Síndromes de Polinización y Dispersión de Endemismos en las Serpentinitas al Suroeste de Santa Clara, Cuba. *Centro Agrícola* 39(2): 61-66.

- Feisinger, P. 1987. Effects of plants on each other's pollination: Is community structure influenced? *Tree* 2(5):123-126.
- Font Quer, P. 1960. *Diccionario de Botánica*. 461-462.
- Fontaine, C.; Dajoz, I.; Meriguet, J. y. Loreau, M. 2006. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology* 4 (1).
- Fortuna, M. A. y Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9: 281–286.
- Fortuna, M. A.; Stouffer, D. B.; Olesen, J. M.; Jordano, P.; Mouillot, D.; Krasnov, B.R.; Poulin, R. y J. Bascompte. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811–817
- Fuchs, E.J.; Lobo, J.A. y Quesada, M. 2003. Effects of Forest Fragmentation and Flowering Phenology on the Reproductive Success and Mating Patterns of the Tropical Dry Forest Tree *Pachira quinata*. *Conservation Biology* 17 (1): 149–157.
- Galen, C. 2005. It never rains but then it pours: the diverse effects of water on flower integrity and function. En: Reekie, E.G. Bazzaz, F.A. (Eds.). *Reproductive Allocation in Plants*. Elsevier Academic Press, San Diego, US. Pp. 77-95.
- Genini, J.; Patrícia L.; Morellato, C.; Guimaraes, P.R. Jr y Olesen, J. M. 2010. Cheaters in mutualism networks. *Biology Letters* 6: 494–497.
- Glover, B. 2007. *Understanding Flowers and Flowering: An Integrated Approach*. Oxford University Press. New York, US. Pp. 227.
- Gross, R. y Werne, P. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals: experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecological Monographs* 53(11): 95-117.
- Guimarães Jr., P.R. y Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21:1512-1513.
- Guimerá, R. y Amaral, L.A.N. 2005 (a). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433, 895-900.

- Guimerá, R. y Amaral, L.A.N. 2005 (b). Cartography of complex networks, modules and universal roles. *J. Stat. Mech.-Theory Exp.*, art. no. P02001
- Gurevitch, J.; S.M. Scheiner; G.A. Fox 2002. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, USA. Pp. 523.
- Herrerías-Diego, Y.; Quesada, M.; Stoner, K. y Lobo, J.A. 2006. Effects of Forest Fragmentation on Phenological Patterns and Reproductive Success of the Tropical Dry Forest Tree *Ceiba aesculifolia*. *Conservation Biology* 20(4): 1111-1120
- Inouye, D.W. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance on montane wildflowers. *Ecology* 89(2): 353–362.
- Jacquemyn, H.; Merckx, V.; Brys, R.; Tyteca, D.; Cammue, B.P.A.; Honnay, O. y Lievens, B. 2011. Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus *Orchis* (Orchidaceae). *New Phytologist* 1-11.
- Jaimez, I. y Ramírez, N. 1999. Breeding systems in a secondary deciduous forest in Venezuela: The importance of life form, habitat, and pollination specificity. *Pl. Syst. Evol.* 215:23-36.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: conectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129:657-677.
- Jordano, P.; Bascompte, J. y Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6:69-81.
- Jordano, P.; Thompson, J.N. y Guimarães Jr, P.R. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks *Ecology Letters* 14: 877–885.
- Jordano, P.; Vázquez, D. y Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R.; Aizen, M.A. y Zamora, Z. (Eds.). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, Chile. P 17-42.
- Kay, K. M. y Schemske, D. W. 2004. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks: comment. *Ecology* 85(3): 875-878.
- Lewinsohn, T. M. y Prado, P. I. 2006. Structure in plant /animal interaction assemblages. *Oikos* 113 (1):174-184.

- McIntosh, M. 2002. Flowering phenology and reproductive output in two sister species of *Ferocactus* (Cactaceae). *Plant Ecology* 159: 1–13.
- McLaren, J. R. y Turkington, R. 2010. Ecosystem properties determined by plant functional group identity. *Journal of Ecology* 98: 459–469.
- Mello, M.A.R. 2013. Guia para Análise de Redes Ecológicas. <http://marcomello.casadosmorcegos.org>
- Mello, M.A.R.; Marquitti, F.M.D.; Guimarães, P.R. Jr.; Kalko, E.K.V. y Jordano, P. *et al.* 2011. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLoS ONE* 6(2):1-10.
- Memmott, J.; Waser, N. M. y Price, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society* 271: 2605–2611.
- Mendez, O.; Faife, M. y Castañeda, I. 2013. Flora y vegetación de las serpentinitas al suroeste de Santa Clara, Villa Clara, Cuba. *Revista Jard. Bot. Nac. Univ. Habana* (aceptado).
- Montoya, J. M.; Pimm, S. L. y Solé, R. V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.
- Noa, A. e I. Castañeda 1998. Flora de las serpentinitas de Santa Clara. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 19: 67- 87.
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321–348.
- Olesen, J.M.; Bascompte, J.; Dupont, Y.L. y Jordano, P. 2006. The smallest of all worlds: Pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270–276.
- Petanidou, T.; Ellis, W.; Margaris, N. y Vokou, D. 1995. Constraints on flowering phenology in a phyrganic community. *American Journal of Botany* 82(5):607-620.
- Primack, R. y Stacy, E. 1998. Cost of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*, *Orchidaceae*): an eleven-year experimental study of three populations. *American Journal of Botany* 85(12): 1672–1679.
- Primack, R.; Rozzi, R.; Feisinger, P.; Dirzo, R. y Massardo, F. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas.* Fondo de cultura Económica. México D.F. PP. 783.

- Ramírez, N. 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* 89 (5):836-842.
- Rezende, E. L.; Jordano, P. y Bascompte, J. 2007. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* 116: 1919-1929.
- Rezende, E. L.; Lavabre, J. E.; Guimarães Jr, P. R.; Jordano, P. y Bascompte, J. 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks *Nature* 448: 925-929.
- Ricciardi, F.; Boyer, M. y Ollerton, J. 2010. Assemblage and interaction structure of the anemonefish-anemone mutualism across the Manado region of Sulawesi, Indonesia. *Environ. Biol. Fish* 87:333–347.
- Sakai, S.; Momose, K.; Yumoto, T.; Ngamitsu, T.; Nagamasu, H.; Hamid, A.A. y Nakashizuka, T. 1999. Plant reproductive phenology over four years including an episode of general flowering in a lowland dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86(10): 1414–1436.
- Schowalter, T.D. 2011. *Insect Ecology: an Ecosystem Approach*, 3rd Ed. Elsevier/Academic, San Diego, CA.
- Seres, A. y Ramírez, N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82 (1): 61-81.
- Silva, I.A; Ferreira, A.W.C.; Lima, M.I.S. y Soares, J.J. 2011. Networks of epiphytic orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology* 26:1-11.
- Smith-Ramírez, C.; Armesto, J.J. y Figueroa, J. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 136: 119–131.
- Statgraphics Centurion XV. 2006. StatPoint, Inc. <http://www.statgraphics.com>
- Thomson, J.D. 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 365: 3187–3199.
- Thorpe, A.S.; Aschehoug, E.T.; Atwater, D.Z. y Callaway, R.M. 2011. Interactions among plants and evolution. *Journal of Ecology*: 1-12.

- Vacher, C.; Piou, D. y Desprez-Loustau, M-L. 2008. Architecture of an Antagonistic Tree/Fungus Network: The Asymmetric Influence of Past Evolutionary History. PLoS ONE 3(3): 1-10.
- Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. Ecology Letters 10: 1029–1036.
- Van Eck, N.J., & Waltman, L. (2010). Software survey: VOSviewer, a computer program for bibliometric mapping. Scientometrics, 84(2), 523–538.
- Vázquez, D. P.; Melián, C. J.; Williams, N. M.; Blüthgen, N.; Krasnov, B. R. y Poulin, R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. Oikos 116: 1120-1127.
- Verdú, M. y Valiente-Banuet, A. 2008. The Nested Assembly of Plant Facilitation Networks Prevents Species Extinctions. The American Naturalist 172 (6): 751-760.
- Verdú, M. y Valiente-Banuet, A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. Oikos 120(9): 1351-1356.
- Verdú, M.; Rey, P.J.; Alcántara, J.M.; Siles, G. y Valiente-Banuet, A. 2009. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. Journal of Ecology 97:1171–1180.
- Vidal, M. y Ramírez, N. 2005. Especificidad y nicho de polinización de especies de plantas de un bosque decíduo secundario. Ecotrópicos 18(2):73-88.
- Vílchez, B.; Chazdon, R. y Alvarado, W. 2008. Fenología reproductiva de las especies del dosel en bosques secundarios y primarios de la región Huetar Norte de Costa Rica y su influencia en la regeneración vegetal. Kurú: Revista Forestal (Costa Rica) 5(15): 1-18.
- Woodward, G.; Ebenman, B.; Emmerson, M.J.; Montoya, M.; Olesen, J. M.; Valido, A. y Warren, P. H. 2005. Body size in ecological networks. TRENDS in Ecology and Evolution 20 (7): 402-409.
- Zar, J.H. 1999. Biostatistical Analysis, Fourth Edition. Prentice Hall, New Jersey. Pp. 663.

Anexos

Anexo 1. Especies a las que se realizó el seguimiento fenológico, número de individuos registrados por cada una, sistema reproductivo, síndromes de dispersión y polinización y estrategia reproductiva identificada (ind: individuos; A: Antes de las lluvias; Du: Durante las lluvias; De: Después de las lluvias).

Especies	Familia	# ind	Sistema Reproductivo	Síndrome polinización	Síndrome dispersión	Estrategia reproductiva flor			Estrategia reproductiva fruto		
						A	Du	De	A	Du	De
<i>Oplonia tetrasticha</i> (C. Wright ex Griseb.) Stearn	Acanthaceae	18	hermafroditas	Abejas	anemocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Agave brittoniana</i> Trel.	Agavaceae	26	hermafroditas	murciélagos	autocoría	X		X		X	X
<i>Neobrachea valenzuelana</i> Urb.	Apocynaceae	15	hermafroditas	Abejas	anemocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Plumeria clusioides</i> Griseb.	Apocynaceae	11	hermafroditas	Polillas	anemocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Gochnatia cowelli</i> Britton.	Asteraceae	6	hermafroditas	mariposas	anemocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Jacaranda cowelli</i> Britton & P. Wilson	Bignoniaceae	12	hermafroditas	Abejas	anemocoría	X	X	X	X	X	
<i>Tabebuia lepidota</i> (Kunth) Britton	Bignoniaceae	12	hermafroditas	Abejas	anemocoría			X	X	X	X
<i>Bourreria microphylla</i> Griseb.	Boraginaceae	33	hermafroditas	Abejas	aves	X	X	X	X	X	X
<i>Tillandsia bulbosa</i> Hook.	Bromeliaceae	14	hermafroditas	mariposas y aves	anemocoría		X	X	X	X	X

<i>Tillandsia balbisiana</i> J.A. & J.H. Schult.	Bromeliaceae	2	hermafroditas	mariposas	anemocoría	X	X		X	X	X
<i>Buxus flaviramea</i> (Britton) Mathou	Buxaceae	3	monoica	escarabajos	autocoría	X	X	X		X	
<i>Erithroxylum echinodendron</i> Ekman	Erythroxylaceae	8	dioicas	Abejas	Aves	X	X	X		X	X
<i>Erythroxylum minutifolium</i> Griseb	Erythroxylaceae	16	hermafroditas	Abejas	Aves	X	X	X	X	X	X
<i>Bonania emarginata</i> C. Wright ex Griseb.	Euphorbiaceae	9	monoica	Abejas	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Croton heteropleurus</i> Urb.	Euphorbiaceae	19	monoica	Polillas	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Coroton</i> sp	Euphorbiaceae	6	monoica	dipteros	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Phyllanthus orbicularis</i> Griseb.	Euphorbiaceae	3	monoica	Abejas	Aves	X	X	X	X		X
<i>Brya ebenus</i> L.	Fabaceae	37	hermafroditas	Abejas	anemocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Pseudocarpidium ilicifolium</i> (A. Rich.)	Lamiaceae	9	hermafroditas	Abejas	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Cassytha filiformis</i> L.	Lauraceae	4	hermafroditas	Abejas	Aves		X	X	X	X	X
<i>Malpighia nummulariifolia</i> Nied.	Malpighiaceae	13	hermafroditas	Abejas	Aves	X	X	X	X	X	X
<i>Mosiera bullata</i> (Britton & P.	Myrtaceae	3	hermafroditas	Abejas	murciélagos	X	X	X		X	

<i>Wilson) Bisse</i>											
<i>Pasiflora suberosa</i> L.	Passifloraceae	4	hermafroditas	Aves	aves	X	X	X	X	X	X
<i>Guettarda clarensis</i> Britton	Rubiaceae	8	hermafroditas	Polillas	Aves	X		X		X	
<i>Rondeletia camarioca</i> C.Wright	Rubiaceae	16	hermafroditas	Polillas	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Zanthoxylum nannophyllum</i> (Urb.) Alain	Rutaceae	8	dioicas	dipteros	autocoría	X	X	X	X	X	X
<i>Simarouba laevis</i> Griseb.	Simaroubaceae	5	monoica	Abejas	Aves	X	X	X	X	X	X
<i>Smilax havanensis</i> Jacq.	Smilacaceae	6	monoica	escarabajos	Aves		X		X	X	X
<i>Jacquinia brunescens</i> Urb.	Theophrastaceae	4	hermafroditas	Abejas	Aves	X	X		X	X	
<i>Turnera diminuta</i> L.	Turneraceae	5	hermafroditas	Abejas	autocoría	X	X	X	X	X	
<i>Commiphora inaguensis</i> Urb.	Burseraceae		hermafroditas	Abejas	anemocoría		X			X	

Anexo 2. Organización fenológica de las especies teniendo en cuenta sus síndromes de polinización. A: Año 1; B: Año 2. C.HET: *Croton heteropleurus*; E.ECH: *Erythroxylum echinodendron*; T.BUL: *Tillandsia bulbosa*; N.VAL: *Neobracea valenzuelana*; P.ORB: *Phyllanthus orbicularis*; E.MIN: *Erythroxylum minutifolium*; C.SP: *Croton* sp; O.TET: *Oplonia tetrasticha*; M.NUM: *Malpighia nummulariifolia*; S.LAE: *Simarouba laevis*; J.COW: *Jaccaranda cowelli*; T.BAL: *Tillandsia balbisiana*; G.COW: *Goshnatia cowelli*; T.LEP: *Tabebuia lepidota*; R.CAM: *Rondeletia camarioca*; J.BRU: *Jacquinia brunescens*; T.DIM: *Turnera diminuta*; B.EBE: *Brya ebenus*; B.EMA: *Bonania emarginata*; H.HUM: *Heliotropium humifussum*; STIG.SP: *Stigmaphyllum* sp; A.BRI: *Agave brittoniana*; P.SUB: *Pasiflora suberosa*; P.ILI: *Pseudocarpidium ilicifolium*; P.CUB: *Piscidia cubensis*; A. BER: *Angadenia berterii*; T.EUL: *Tetramicra eulophiae*; C.FIL: *Cassytha filiformis*; E.SUB: *Eugenia subdisticha*; G.CLA: *Guettarda clarensis*; M.BUL: *Mosiera bullata*; B.MIC: *Bourreria microphylla*; P.CLU: *Plumeria clusioides*; D.CLAR: *Dendropemon clarensis*; E.PLI: *Encyclia plicata*; C.INA: *Commiphora inaguensis*; S.HAV: *Smilax havanensis*; Z.NAN: *Zanthoxylum nannofilum*; B.FLA: *Buxus flaviramea*; T.FAS: *Tillandsia fasciculata*; I.MIC: *Ipomoea microdactyla*; J.SER: *Jacquemontia serpyllifolia*; A.PAS: *Aristolochia passiflorifolia*; PO.SP: *Polygala* sp; G.ECH: *Guettarda echinodendron*; M.BUX: *Maytenus buxifolia*.



B

Anexo 3. Organización fenológica de las especies teniendo en cuenta sus síndromes de dispersión. A: Año 1; B: Año 2. C.HET: *Croton heteropleurus* ; E.ECH: *Erythroxylum echinodendron* ; T.BUL: *Tillandsia bulbosa* ; N.VAL: *Neobracea valenzuelana*; P.ORB: *Phyllanthus orbicularis*; E.MIN: *Erythroxylum minutifolium*; C.SP: *Croton* sp; O.TET: *Oplonia tetrasticha*; M.NUM: *Malpighia nummulariifolia*; S.LAE: *Simarouba laevis*; J.COW: *Jaccaranda cowelli*; T.BAL: *Tillandsia balbisiana*; G.COW: *Goshnatia cowelli*; T.LEP: *Tabebuia lepidota*; R.CAM: *Rondeletia camarioca*; J.BRU: *Jacquinia brunescens*; T.DIM: *Turnera diminuta*; B.EBE: *Brya ebenus*; B.EMA: *Bonania emarginata*; H.HUM: *Heliotropium humifussum*; STIG.SP: *Stigmaphyllon* sp; A.BRI: *Agave brittoniana*; P.SUB: *Pasiflora suberosa*; P.ILI: *Pseudocarpidium ilicifolium*; P.CUB: *Piscidia cubensis*; A. BER: *Angadenia berterii*; T.EUL: *Tetramicra eulophiae*; C.FIL: *Cassytha filiformis*; E.SUB: *Eugenia subdisticha*; G.CLA: *Guettarda clarensis*; M.BUL: *Mosiera bullata*; B.MIC: *Bourreria microphylla*; P.CLU: *Plumeria clusioides*; D.CLAR: *Dendropemon clarensis*; E.PLI: *Encyclia plicata*; C.INA: *Commiphora inaguensis*; S.HAV: *Smilax havanensis*; Z.NAN: *Zanthoxylum nannofilum*; B.FLA: *Buxus flaviramea*; T.FAS: *Tillandsia fasciculata*; I.MIC: *Ipomoea microdactyla*; J.SER: *Jacquemontia serpyllifolia*; A.PAS: *Aristolochia passiflorifolia*; PO.SP: *Polygala* sp; G.ECH: *Guettarda echinodendron*; M.BUX: *Maytenus buxifolia*; T.FLE: *Tillandsia flexuosa*; D.CLA: *Dendropemon clarensis*; T.REC: *Tillandsia recurvata*; O.TET: *Oplonia tetrasticha*; C.GEN: *Coccoloba geniculata*.

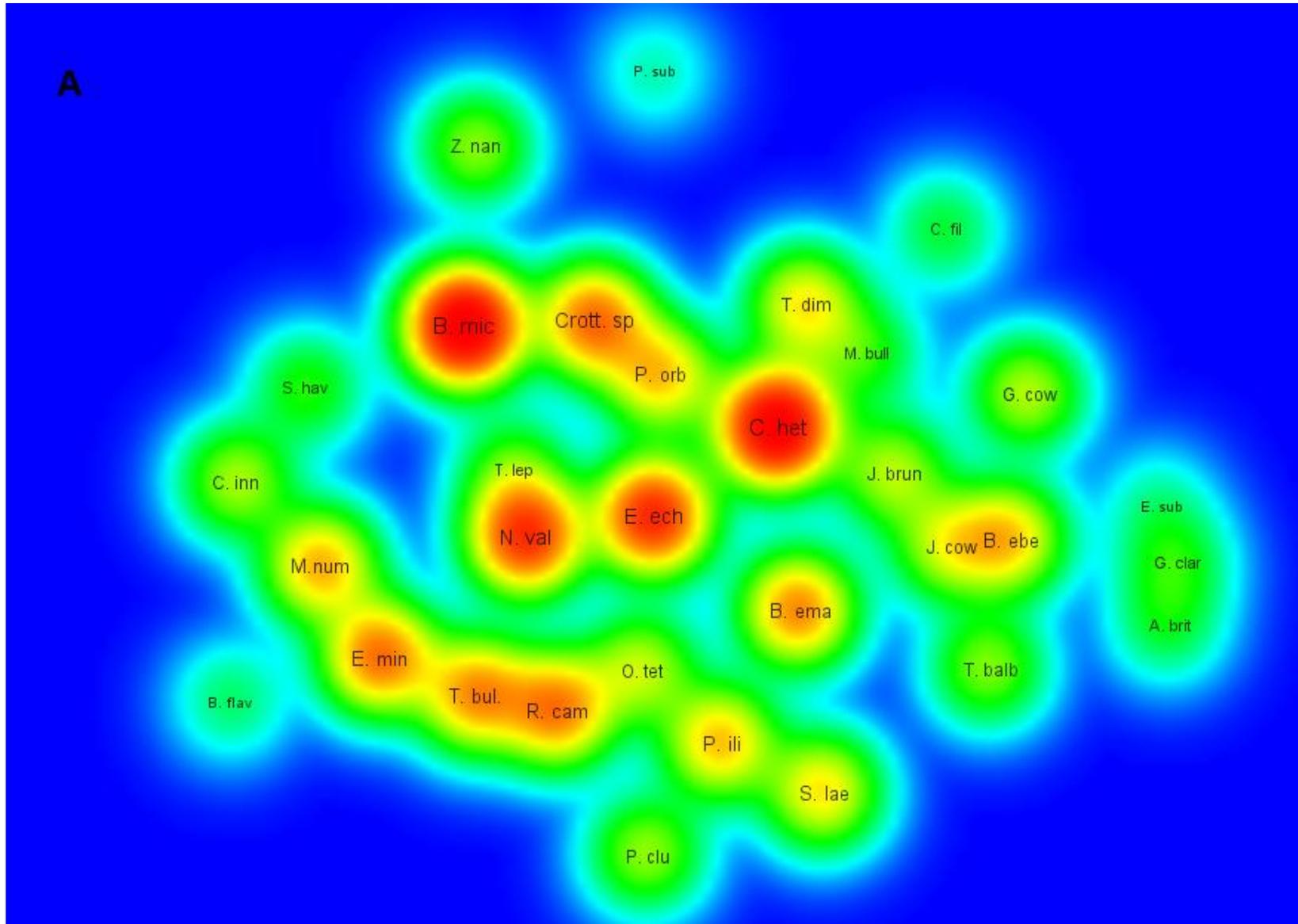


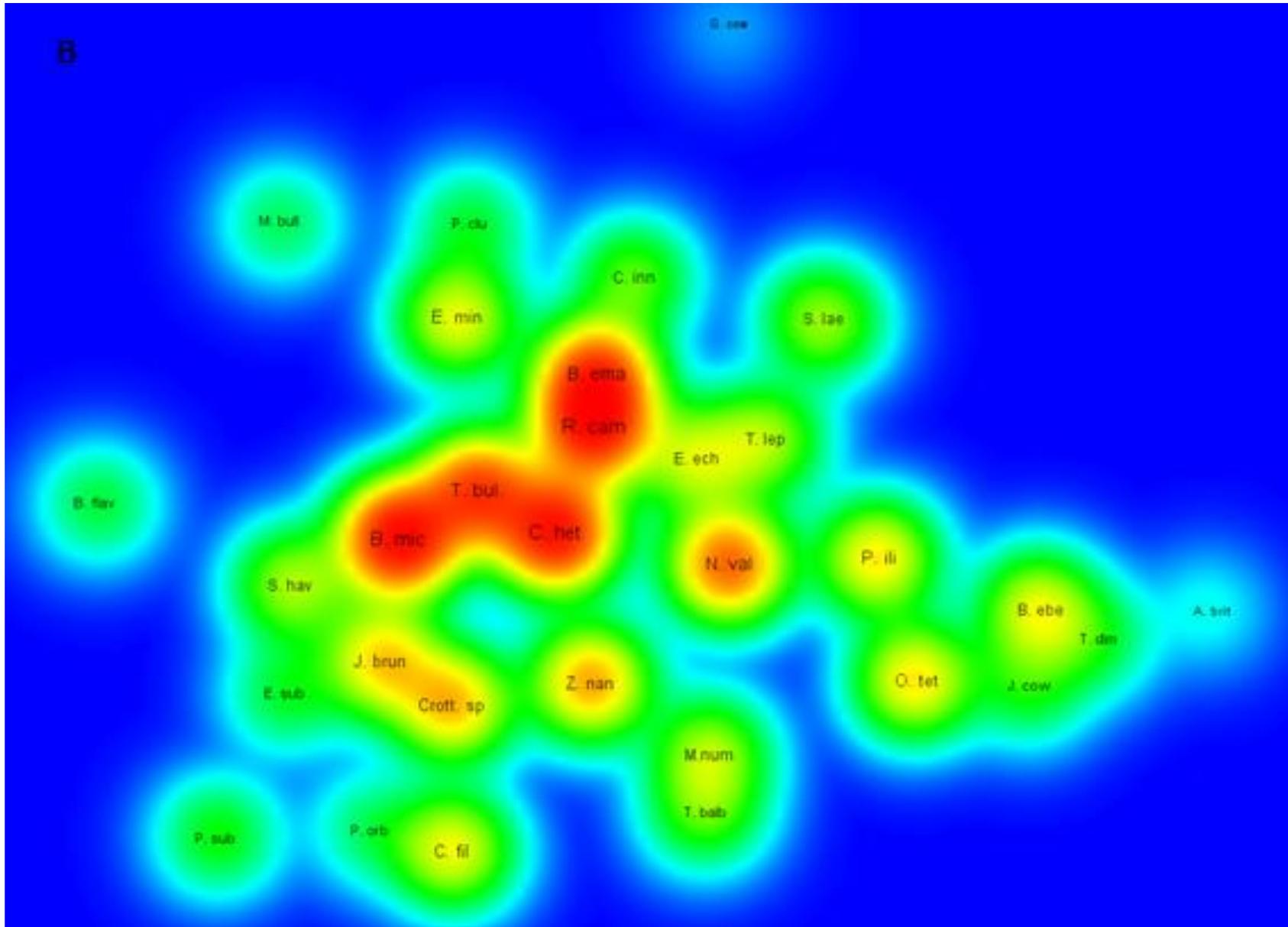
A

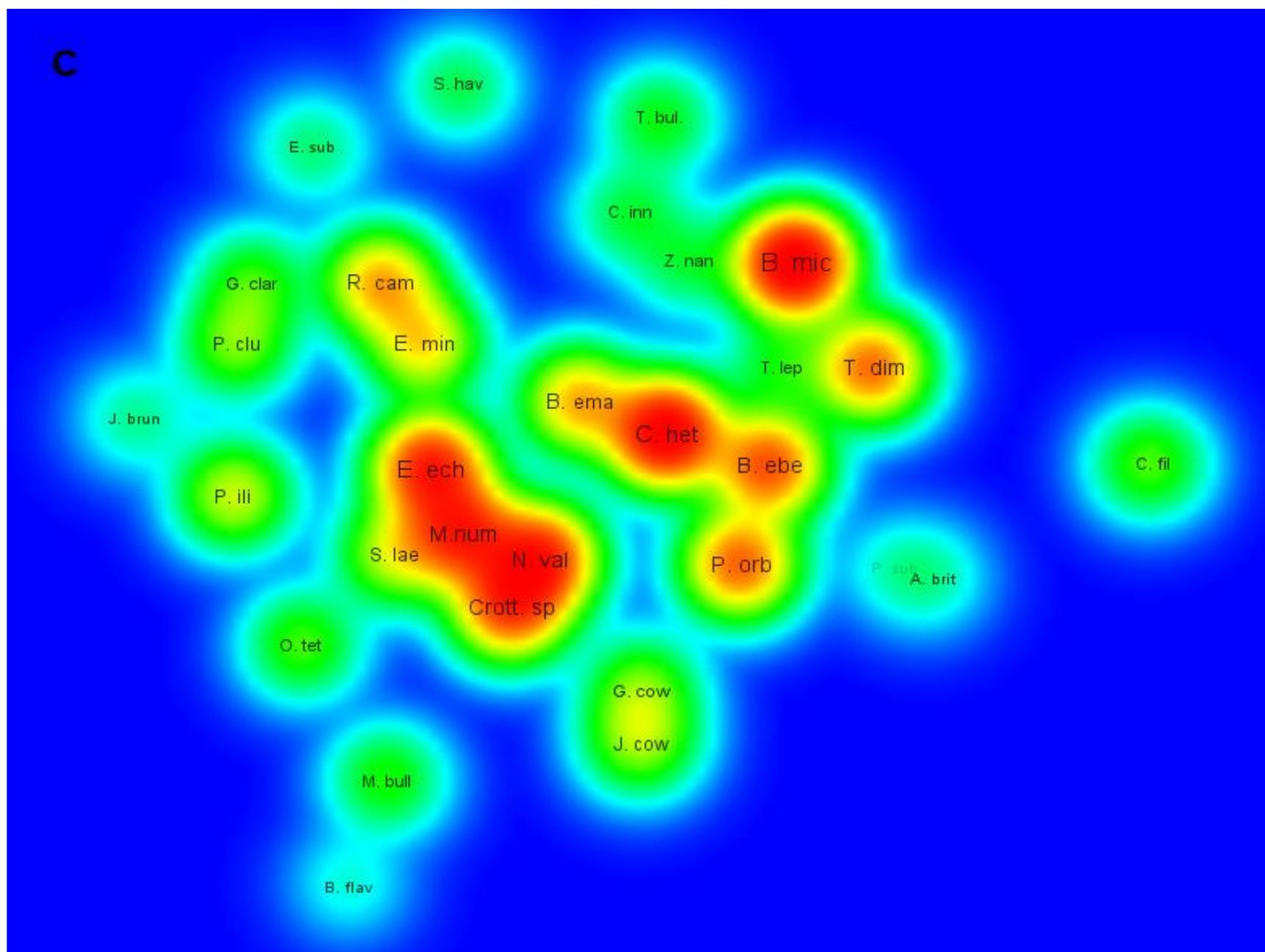
ornitocoría
 autocoría y anemocoría



Anexo 4. Mapa obtenido con VOSviewer que representa la cantidad de interacciones de las especies mediante una escala de colores, A: floración y B: fructificación durante el primer año del estudio; C: floración y D: fructificación durante el segundo año de estudio. C.HET: *Croton heteropleurus* ; E.ECH: *Erythroxylum echinodendron* ; T.BUL: *Tillandsia bulbosa* ; N.VAL: *Neobracea valenzuelana*; P.ORB: *Phyllanthus orbicularis*; E.MIN: *Erythroxylum minutifolium*; C.SP: *Croton* sp; O.TET: *Oplonia tetrasticha*; M.NUM: *Malpighia nummulariifolia*; S.LAE: *Simarouba laevis*; J.COW: *Jaccaranda cowelli*; T.BAL: *Tillandsia balbisiana*; G.COW: *Goshnatia cowelli*; T.LEP: *Tabebuia lepidota*; R.CAM: *Rondeletia camarioca*; J.BRU: *Jacquinia brunescens*; T.DIM: *Turnera diminuta*; B.EBE: *Brya ebenus*; B.EMA: *Bonania emarginata*; A.BRI: *Agave brittoniana*; P.SUB: *Pasiflora suberosa*; P.ILI: *Pseudocarpidium ilicifolium*; C.FIL: *Cassytha filiformis*; G.CLA: *Guettarda clarensis*; B.MIC: *Bourreria microphylla*; P.CLU: *Plumeria clusioides*; C.INN: *Commiphora inaguensis*; S.HAV: *Smilax havanensis*; Z.NAN: *Zanthoxylum nannofilum*; B.FLA: *Buxus flaviramea*.







D

