

PATRONES DE EMERGENCIA DE ODONATA EN LAS CUABAS, SANTIAGO DE CUBA

Adrián Trapero-Quintana^{1,2} & Bernardo Reyes-Tur^{1,3}

¹Universidad de Oriente. Departamento de Biología. Patricio Lumumba s/n 90500. Santiago de Cuba. Cuba

²atrapero@cnt.uo.edu.cu ³breyes@cnt.uo.edu.cu

Resumen: Se caracterizó los patrones de emergencia para 31 especies de odonatos en Las Cuabas, un cuerpo dulceacuícola léntico al norte de Santiago de Cuba, entre agosto de 2007 y julio de 2008. El 75% de la emergencia anual ocurrió en la temporada lluviosa (mayo-octubre), siendo septiembre el mes con mayor número de registros, aunque el 42% de las especies emergieron en ambas temporadas del año. Entre los táxones que alcanzaron 10 ó más exuvias en un mes, se detectó coexistencia entre *Macrothemis celeno* y *Erythrodiplax fervida* y a su vez segregación temporal entre la primera y *Crocothemis servilia*. Sin embargo *Tramea abdominalis* presentó emergencia máxima mientras los demás registros no superaron los nueve individuos. Estas diferencias se correlacionan con las mayores fluctuaciones anuales de temperatura y el número de días lluviosos por mes. Se hace evidente que la asincronía y heterogeneidad en los patrones de emergencia de los odonatos tropicales está relacionada con las características estructurales y con los factores bióticos de cada masa dulceacuícola.

Palabras clave: Odonata, patrones de emergencia, factores climatológicos, Cuba, Santiago de Cuba.

Patterns of emergence of Odonata in Las Cuabas, Santiago de Cuba

Abstract: Emergence patterns for 31 species of odonates in Las Cuabas, a lentic freshwater body to the north of Santiago de Cuba, between August 2007 and July 2008, are shown. Seventy-five percent of the annual emergence occurred in the rainy season (May-October), September being the month with the highest number of exuviae; however 42% of the species emerged in both seasons of the year. Among the species that reached 10 or more exuviae in a month, coexistence between *Macrothemis celeno* and *Erythrodiplax fervida*, and temporary segregation between *M. celeno* and *Crocothemis servilia*, were detected. Nevertheless, *Tramea abdominalis* presented maximum emergence while the other registers did not exceed nine individuals. Emergence pattern differences are correlated with the greatest annual fluctuations of temperature and the number of rainy days per month. Asynchrony and heterogeneity in the emergence patterns of tropical odonates are linked to the structural characteristics and the biotics factors of each freshwater body.

Key words: Odonata, emergence patterns, climatological factors, Cuba, Santiago de Cuba.

Introducción

Las larvas de los odonatos son generalmente acuáticas, excepto unas pocas que se desarrollan en ambientes semiacuáticos o terrestres como *Megalagrion oahuense*, *Antipodophlebia astenes*, *Pseudocordulia* spp., y *Phenes raptor* (Watson, 1982; Corbet, 1999). Una vez concluido el ciclo larval ocurre la emergencia, que se define como la transición o cambio de medio. La larva se desplaza fuera del agua empleando la vegetación, ramas secas o rocas emergentes y por procesos hormonales se separa el dermatoesqueleto (exuvia), transformándose en un individuo adulto alado (téneral) (Esquivel, 2006).

La exuvia que queda en el sustrato de emergencia, constituye una fuente potencial de información indirecta de la historia natural, conducta y ecología de los insectos (Soluk, 1990). Las exuvias de Odonata se han empleado para determinar patrones de emergencia durante un año o dentro de los límites de la época predeterminada, proporción de sexos, tamaño y densidad de emergencia en comunidades de libélulas (Corbet, 1999). Asimismo, la evaluación del patrón de emergencia proporciona información sobre el inicio del período del vuelo, que al correlacionarse con los datos del adulto, permite estimar la longevidad (Kormondy, 1959; Benke & Benke, 1975).

Corbet (1954, 1958) señaló para odonatos dos modelos de emergencia, determinados por los procesos de regulación estacional que inducen o no diapausa. Un modelo es para las especies que emergen a principio del año y que desarrollan

emergencias cortas y sincronizadas, denominadas especies de primavera. Sin embargo, aquellas que no desarrollan diapausa, emergen durante el verano con un período largo y asincrónico, se denominan especies de verano (Corbet, 1954).

Para especies de zonas templadas la regulación estacional de la emergencia se activa fundamentalmente por el fotoperíodo y los cambios de temperatura (Norling, 1984), aumentando la sincronización con la latitud. Por otro lado en los trópicos, este evento depende en mayor cuantía de fluctuaciones en las precipitaciones (Mathavan & Pandian (1977), así como factores estructurales de los ambientes acuáticos (Corbet, 2006).

Estos criterios confirman que la emergencia para los trópicos no es un proceso homogéneo (Suhling, 1995), sino temporalmente heterogéneo (Lutz & McMahan, 1973). No obstante, Mathavan & Pandian (1977) determinaron emergencia inicialmente sincrónica, pero con fragmentación o división en un mismo día.

El presente estudio tiene como objetivo caracterizar los patrones de emergencia de especies de Odonata en el ambiente dulceacuícola léntico Las Cuabas, Santiago de Cuba.

Material y métodos

Las Cuabas está ubicada al norte de la ciudad de Santiago de Cuba en el km 5½ de la Carretera Central (75° 49' 08" W y 20° 03' 32" N) (fig. 1). Es un cuerpo de agua léntico perma-

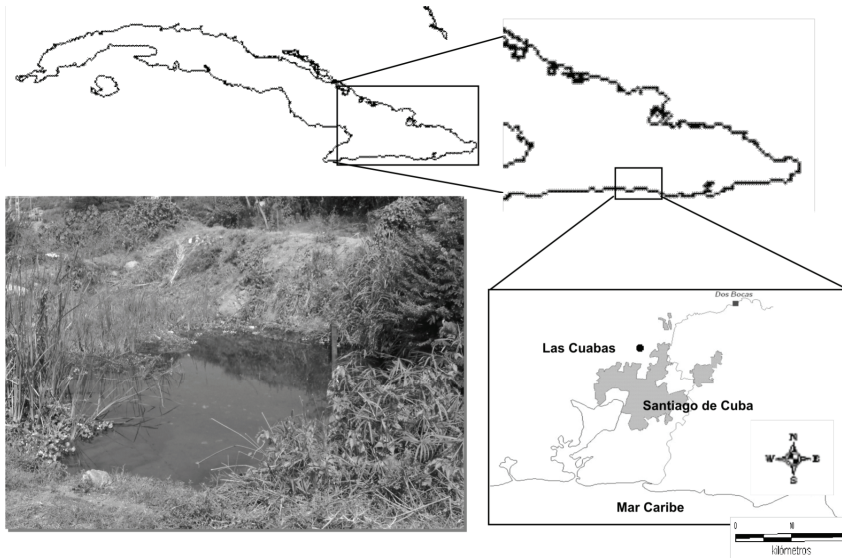


Fig. 1. Ubicación geográfica e imagen de Las Cuabas, provincia Santiago de Cuba. / *Geographical location and image of Las Cuabas, Santiago de Cuba province.*

nente artificial, con vegetación riparia ruderal (Capote & Berazaín, 1984) dominada por herbáceas y arbustos aislados. La vegetación hidrófita está formada por *Typha dominguensis* (Pers.) Kunth, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Cyperus involucratus* Rottb. Además, se registraron *Eleocharis interstincta* (Vahl.) R. & S., *Eclipta prostrata* (L.) L., *Ceratophyllum demersum* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Lemna aequinoctialis* Welw., y *Egeria densa* Planch. Cubriendo el 30% de la superficie del agua aparece *Cladophora* sp. El fondo es fangoso con piedras y grava, con 85 cm de profundidad promedio. Se detectaron peces del género *Gambusia* de 4,5 cm de longitud promedio.

Las precipitaciones medias anuales históricas oscilan entre 740–1400 mm con humedad relativa promedio entre 71–77% y 26,5–26,9 °C de temperatura media anual (32,5 °C máxima y 22,1 °C mínima) (fig. 2). La velocidad promedio del viento es de 8,2 km/h. Los datos fueron proporcionados por el Centro Meteorológico Provincial de Santiago de Cuba.

El estudio se realizó entre agosto de 2007 y julio de 2008 colectando el material cada siete días entre las 09.00 y 14.00 horas, para evitar interferencias en la emergencia (Trotter, 1973; Corbet, 1999). La colecta directa de las exuvias sobre la vegetación, se realizó en una sección de ocho metros de largo por uno de ancho, abarcando la transición entre el agua y la tierra (ver Johansson & Brodín, 2003; Johansson *et al.*, 2005).

Las exuvias se preservaron en frascos etiquetados de 25 ml con alcohol al 70%. La determinación taxonómica se realizó en el Laboratorio de Entomología del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, con ayuda de diversas claves (Klots, 1932; Limongi, 1989; Westfall & May, 1996; Novelo, 1997a,b; Needham *et al.*, 2000). Todo el material biológico generado por el presente estudio, se encuentra depositado en la colección entomológica del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente.

Con la finalidad de caracterizar los períodos de emergencia por especies, se consideró la caracterización climática propuesta por Lecha & Chugaev (1989) en período lluvioso, desde mayo hasta octubre; período poco lluvioso, entre diciembre y marzo; meses de transición, abril y noviembre.

Se elaboraron histogramas de emergencia por especie a partir del número de exuvias por mes. Se confeccionó una matriz de trabajo que incluyó como variables el número de

exuvias, la frecuencia de emergencia en cada época del año y el número de picos con valor mayor o igual a 50% de emergencia por períodos climáticos. Además, se consideró el número de exuvias y picos con valor mayor o igual a 50% para abril y noviembre. Se definió como período de emergencia notable, cuando los valores de emergencia fueron mayores o igual a 50% del total y emergencia máxima el mayor registro de exuvias para cada especie, durante el año de muestreo (Mathavan & Pandian, 1977).

La caracterización de las variables se realizó a través del cálculo de media, desviación estándar y coeficiente de variación. La normalidad de las variables se verificó mediante la prueba de bondad de ajuste $D_{m\acute{a}xima}$ de Kolmogorov-Smirnov. Para detectar posibles ensambles de especies en relación con la emergencia, se realizó el análisis de similitud utilizando el coeficiente de Bray-Curtis, a partir de la frecuencia de exuvias emergidas por temporada del año y meses de transición. Este índice ha sido ampliamente utilizado en estudios ecológicos y ambientales (Clarke *et al.*, 2006), incluyendo comunidades de libélulas (p. ej., Torralba Burrial, 2009). Se generó un dendrograma mostrando el agrupamiento jerárquico entre la emergencia de las distintas especies utilizando para la unión de los grupos su similitud media. Se utilizó el análisis de correlación por rangos de Spearman para determinar el grado de asociación entre las variables climatológicas con las especies de Odonata y entre el número de individuos de cada una. Para comparar el comportamiento de las variables climáticas entre años y entre las temporadas lluviosa y poco lluviosa se emplearon las pruebas t de Student y homogeneidad de varianza (F de Levene). Los cálculos estadísticos se realizaron mediante el programa STATISTICA® 6.0, StatSoft, excepto la similitud que se realizó mediante el programa PRIMER.

Resultados

Comunidad de libélulas

Se registraron 31 especies, ocho de Zygoptera (26%) y 23 de Anisoptera (74%) pertenecientes a cinco familias y 22 géneros, contabilizándose un total de 504 individuos (81% Anisoptera). La especie que aportó mayor número de exuvias fue *Tramea abdominalis* con 85 individuos, seguida por *Crocotthemis servilia* con 71 y *Telebasis dominicanum* con 53, representando más del 10% del total de individuos en cada caso.

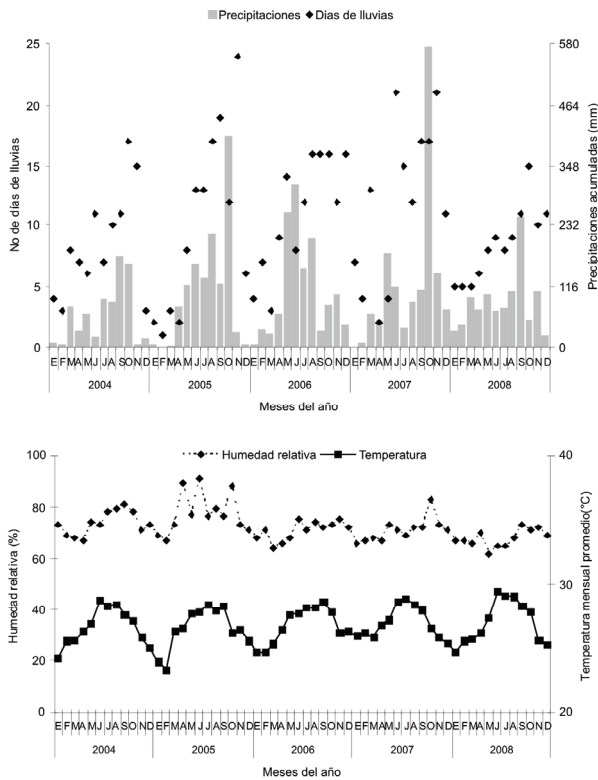


Fig. 2. Precipitaciones, días lluviosos, humedad relativa y temperatura media mensual registradas entre 2004 y 2008, en Las Cuabas. Datos proporcionados por el Centro Meteorológico Provincial de Santiago de Cuba. / *Precipitations, rainy days, relative humidity and temperature average monthly registered between 2004 and 2008, in Las Cuabas. Data provided by Centro Meteorológico Provincial of Santiago de Cuba*

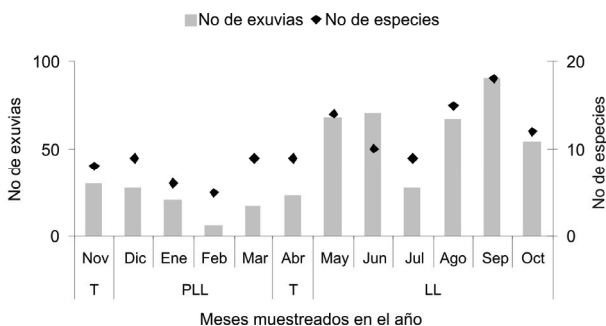


Fig. 3. Número de exuvias y especies de odonatos colectadas mensualmente en Las Cuabas entre agosto 2007 y julio 2008. (T: meses de transición, PLL: período poco lluvioso, LL: período lluvioso). / *Number of exuviae and species of odonates collected monthly in Las Cuabas between August 2007 and July 2008. (T: months of transition, PLL: little rainy period, LL: rainy period).*

La familia mejor representada fue Libellulidae con 19 especies y 352 individuos, y el género *Erythrodiplax* con cuatro especies de las cinco reportadas para el archipiélago (85 exuvias) (Tabla I).

Patrones de emergencia

En relación al número de exuvias por mes, 24 táxones presentaron menos de 10 exuvias en el año. De ellas coexistieron 11 especies con características morfo-ecológicas diferentes en septiembre de 2007. En este grupo se encuentran las especies de libélulas de mayor (40,8 mm) y menor (10,4 mm) talla, así

Tabla I. Porcentaje de exuvias de Odonata recolectadas en Las Cuabas entre agosto de 2007 y julio de 2008. * Especies endémicas de Cuba, ** Especies endémicas de Las Antillas. / Percentage of exuviae of Odonata collected in Las Cuabas between July 2007 and August 2008 * Endemic species of Cuba; ** Endemic species of West Indies.

Familias Especies	%
Protoneuridae	
<i>Neoneura maria</i> (Scudder, 1866)*	0,2
<i>Protoneura capillaris</i> (Rambur 1842)*	0,2
Coenagrionidae	
<i>Enallagma civile</i> (Hagen, 1861)	3,7
<i>Enallagma coecum</i> (Hagen, 1861)	3,2
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	0,2
<i>Ischnura ramburii</i> (Selys, 1850)	0,4
<i>Leptobasis vacillans</i> Hagen in Selys, 1877	0,9
<i>Telebasis dominicanum</i> (Selys, 1857)**	10,4
Aeshnidae	
<i>Anax junius</i> (Drury, 1770)	1,8
<i>Coryphaeschna adnexa</i> (Hagen, 1861)	8,1
Gomphidae	
<i>Aphylla caraiba</i> (Selys, 1854)	1,2
<i>Progomphus integer</i> Hagen in Selys, 1878**	0,4
Libellulidae	
<i>Cannaphila insularis funerea</i> (Carpenter, 1897) **	0,2
<i>Crocothermis servilia</i> (Drury, 1770)	14
<i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839)	2,9
<i>Erythemis simplicicollis</i> (Say, 1839)	0,8
<i>Erythrodiplax berenice naeva</i> (Hagen, 1861)	0,2
<i>Erythrodiplax fervida</i> (Erichson, 1848)	9,6
<i>Erythrodiplax justiniana</i> (Selys, 1857)**	3,5
<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	3,3
<i>Macrothemis celeno</i> (Selys, 1857)**	5,5
<i>Miathyria marcella</i> (Selys, 1857)	6,9
<i>Miathyria simplex</i> (Rambur, 1842)	0,2
<i>Micrathyria aequalis</i> (Hagen, 1861)	0,9
<i>Orthemis ferruginea</i> (Fabricius, 1775)	0,6
<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)	1,6
<i>Pantala hymenaea</i> (Say, 1839)	0,6
<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)	0,2
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	0,6
<i>Tamea abdominalis</i> (Rambur, 1842)	16,9
<i>Tamea calverti</i> Muttikowski, 1910	0,8

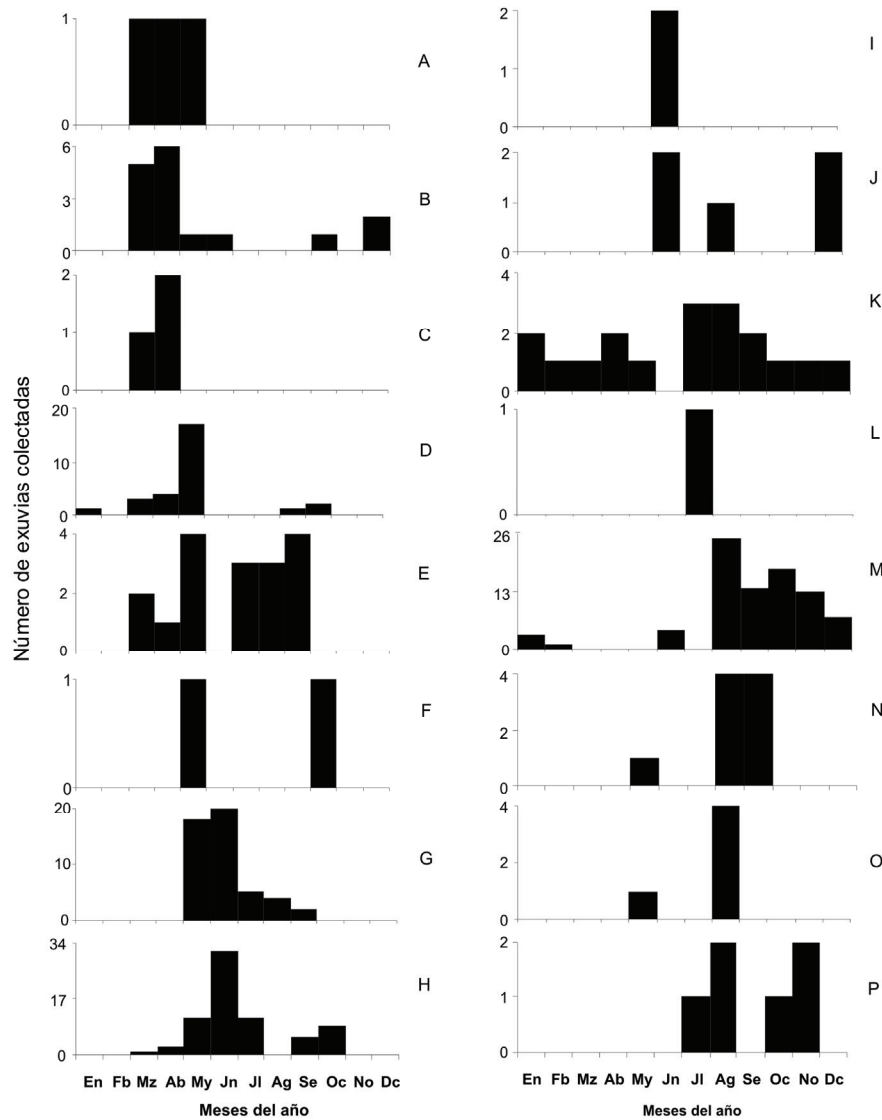
como las que emergen en menos de seis meses para este hábitat. Sin embargo, siete táxones alcanzaron 10 ó más exuvias como emergencia máxima a partir de mayo (fig. 4 D, G, H, M, T, U y V).

M. celeno y *E. fervida*, coexistieron en mayo con 17 y 18 individuos respectivamente (fig. 4 D y G). No obstante, al siguiente mes *C. servilia* desarrolló emergencia máxima (32 exuvias) (fig. 4H) sin registros de *M. celeno*, mientras *E. fervida* se mantuvo relativamente estable. Por otro lado, *T. abdominalis* presentó emergencia máxima en agosto (fig. 4M), cuando el resto de especies no superaron los nueve individuos cada una. No obstante, en septiembre las emergencias alcanzaron valores cercanos para todas las especies, incluyendo *T. abdominalis*. En este último mes se detectó el 29% de los táxones con emergencia máxima.

Relación con precipitaciones

El número medio de exuvias por mes fue de 42; en cinco meses se superó dicho valor, todos ellos pertenecientes al período lluvioso, excepto julio. Esto ocasionó que el mayor porcentaje de emergencias se registrara en el período lluvioso, con 379 individuos (75%), 72 en el poco lluvioso (14%) y 53 en los meses de transición (fig. 3). Igualmente, cinco meses en el período lluvioso presentaron 10 ó más especies, coincidiendo julio con el menor porcentaje (fig. 3). El 87% de las especies en esta localidad desarrollan picos de emergencia

Fig. 4. Patrón de emergencia (número de exuvias encontradas por mes) de las especies de Odonata en Las Cuabas entre agosto de 2007 y julio de 2008. / *Pattern of emergency (number of exuviae per month) of Odonata species in the Cuabas between August 2007 and July 2008* A: *Pantala flavescens*, B: *Enallagma coecum*, C: *Pantala hymenaea*, D: *Macrothemis celeno*, E: *Erythrodiplax umbrata*, F: *Progomphus integer*, G: *Erythrodiplax fervida*, H: *Crocothemis servilia*, I: *Ischnura ramburii*, J: *Leptobasis vacillans*, K: *Erythrodiplax justiniana*, L: *Perithemis domitia*, M: *Tramea abdominalis*, N: *Anax junius*, O: *Micrathyria aequalis*, P: *Aphylla caraiba*.



notables precisamente durante este período lluvioso. Septiembre resultó ser el mes con mayor cantidad de emergencias con 91 exuvias (18%), coincidiendo con el récord de riqueza mensual para 18 especies (58%) (fig. 3). El mes con menor número de individuos (seis) y diversidad (cinco especies) fue febrero.

El 52% de los táxones emergieron sólo durante la época lluviosa, sin embargo, de estas especies exclusivas, el 81% presentaron una densidad muy baja, registrándose entre uno y cinco individuos y sólo uno o dos meses. *E. fervida*, *E. pebleja* y *A. junius* emergieron con mayor frecuencia, entre tres y cinco meses (fig. 4 G, N y X). De la época poco lluviosa son exclusivos *P. hymenaea* e *I. capreolus*, no obstante sólo se encontró un individuo, lo que imposibilita su valoración (fig. 4C y AE).

El resto de los odonatos (42%) emergieron en ambos períodos. *T. dominicanum* emergió todos los meses de muestreo (fig. 4V) y la mayor emergencia en los meses lluviosos aunque no fue la especie más abundante, con 71% del total de registros emergidos en este período.

La mayor actividad de emergencia de los odonatos para el período lluvioso, se relaciona con el incremento significativo de las temperaturas y número de días lluviosos por mes (t de Student, $p < 0,05$; Tabla II).

La correlación entre las variables climatológicas y el número de exuvias por especies, resultó estadísticamente significativa para nueve especies (ocho de ellas anisópteros). Las significaciones más frecuentes se detectaron con la temperatura y la pluviosidad (r_s , $p < 0,05$; Anexo 1). Además, existió correlación significativa entre las variables abióticas registradas en el mes anterior a la emergencia para 11 táxones (10 de ellos fueron anisópteros, incluidos *M. marcella*, *T. dominicanum*, *C. adnexa* y *T. abdominalis*). Las relaciones significativas detectadas fueron en su mayor parte con la humedad relativa (r_s , $p < 0,05$; Anexo 1).

Por otro lado, el análisis de similitud permitió establecer dos grupos relacionados a la frecuencia de emergencia en los períodos del año (fig. 5). El primero comprende las 12 especies que emergen en ambos períodos climáticos, además de abril y/o noviembre. Desde *O. ferruginea* a *E. simplicicollis* se formó el segundo grupo, en este caso con 14 especies que emergieron solo en la temporada lluviosa. Los táxones *T. australis*, *T. calverti* y *P. hymenaea* presentaron emergencia en una temporada y en uno de los meses de transición. Los cenagrionidos *L. vacillans* e *I. capreolus* nunca se registraron en abril o noviembre; de hecho, esta última especie no pertenece a ninguno de los grupos anteriormente descritos (fig. 5).

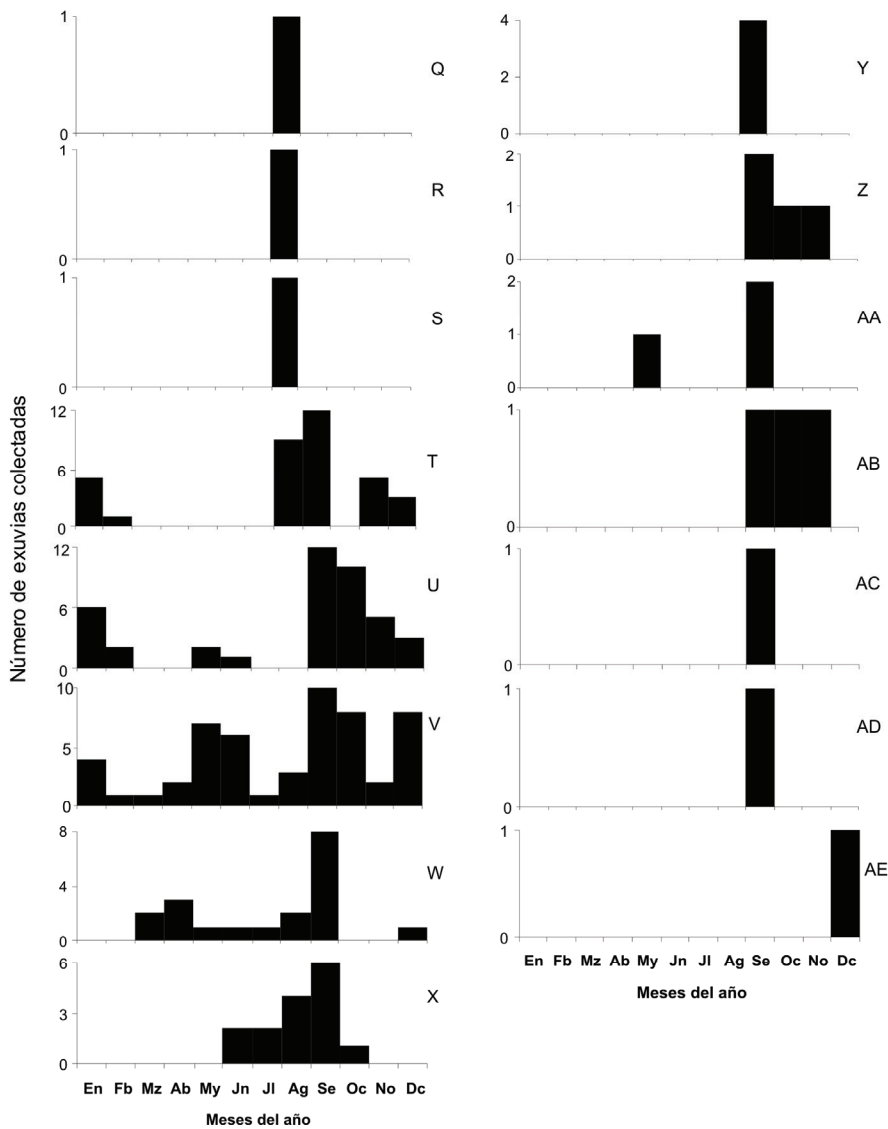


Fig. 4 (cont.). Patrón de emergencia (número de exuvias encontradas por mes) de las especies de Odonata en Las Cuabas entre agosto de 2007 y julio de 2008. / *Pattern of emergency (number of exuviae per month) of Odonata species in the Cuabas between August 2007 and July 2008.* Q: *Neoneura maria*, R: *Erythrodiplax berenice naeva*, S: *Cannaphila insularis funerea*, T: *Miathyria marcella*, U: *Coryphaeschna adnexa*, V: *Telebasis dominicanum*, W: *Enallagma civile*, X: *Erythemis pebleja*, Y: *Erythemis simplicicollis*, Z: *Tramea calverti*, AA: *Orthemis ferruginea*, AB: *Tauriphila australis*, AC: *Protoneura capillaris*, AD: *Miathyria simplex*, AE: *Ischnura capreolus*.

Tabla II. Media, desviación estándar y comparación estadística de las variables climatológicas registradas en Las Cuabas, entre agosto de 2007 y julio de 2008. ¹Prueba de homogeneidad de varianza de Levene. ²Prueba t de Student. ³Significación estadística de la prueba. / *Mean, standard deviation and statistical comparison of the registered climatologic variables in Las Cuabas, between August 2007 and July 2008.* ¹Levene test for homogeneity of variance. ²t-Student test. ³Statistically significant test

Variabes climatológicas	Período lluvioso N=6	Período poco lluvioso N=4	F(p) ¹	t(p) ²
Temperatura mínima (°C)	23,98 ± 1,25	20,75 ± 0,57	2,47 (0,15)	4,77 (0,001) ³
Temperatura promedio (°C)	28,42 ± 1,08	25,30 ± 0,48	2,62 (0,14)	4,71 (0,001) ³
Temperatura máxima (°C)	33,75 ± 0,51	31,1 ± 0,33	4,46 (0,07)	3,18 (0,013) ³
Precipitaciones (mm)	169,5 ± 198,71	60,00 ± 29,64	2,66 (0,14)	1,07 (0,315)
Días lluviosos	13,50 ± 5,50	4,25 ± 1,50	20,28 (0,002) ³	3,22 (0,012) ³
Humedad relativa mínima (%)	49,67 ± 7,86	42,75 ± 2,22	1,66 (0,23)	1,68 (0,131)
Humedad relativa promedio (%)	69,83 ± 7,62	67,75 ± 2,22	3,74 (0,09)	0,52 (0,616)
Humedad relativa máxima (%)	85,50 ± 4,84	84,75 ± 1,50	4,54 (0,07)	0,29 (0,776)

Discusión

Comunidad de libélulas

Corbet (1999) ha señalado que en las zonas tropicales, la proporción de zigópteros en aguas lólicas o semilólicas es mayor que la de anisópteros. Los resultados obtenidos cumplen con este principio, ya que para Las Cuabas, ecosistema léntico se registró la mayor riqueza en Anisoptera (74%).

Las características ecológicas descritas para esta localidad, indican un ambiente con condiciones de vegetación acuática que confieren una amplia gama de microhábitat

dentro del sistema dulceacuícola. Esto condiciona una fuente importante de refugio, sustrato y alimento a las comunidades acuáticas (Ward, 1992) y en particular para la diversidad de odonatos (Corbet, 1999). Asimismo, la baja abundancia de peces de gran talla condiciona el predominio de Anisoptera sobre Zygoptera, convirtiéndose éstos en los depredadores de la parte superior de las redes tróficas acuáticas en este ambiente.

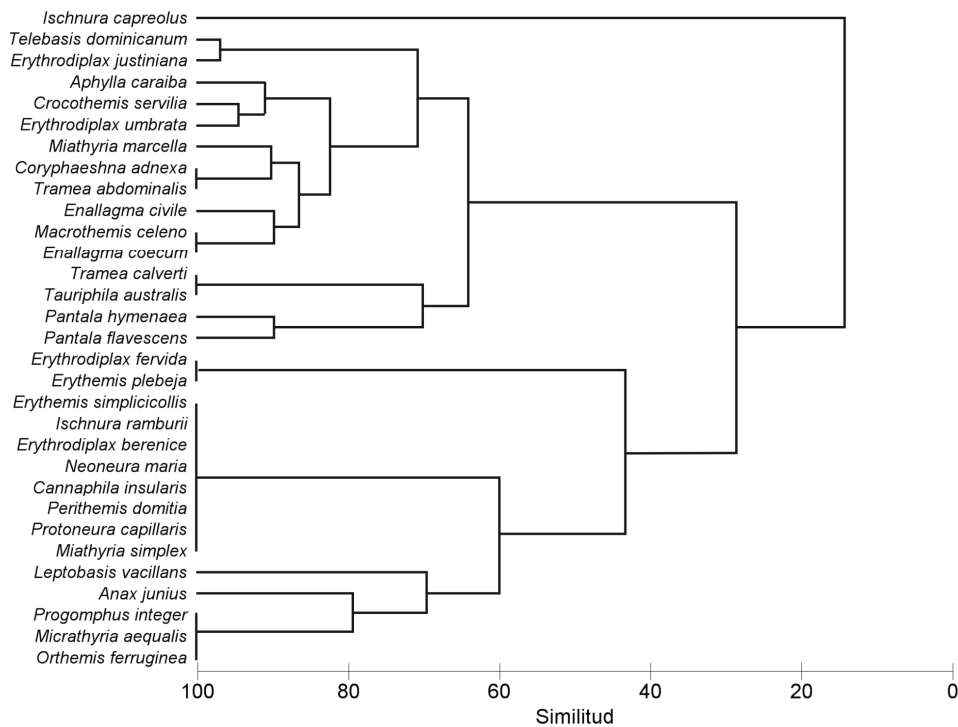


Fig. 5. Análisis de similitud entre las especies de Odonata en Las Cuabas utilizando el coeficiente de Bray-Curtis, a partir de la frecuencia de exuvias emergidas por temporada del año entre agosto de 2007 y julio de 2008 / *Analysis of similarity for the species of Odonata in Las Cuabas, using the coefficient of Bray-Curtis, from the frequency of exuvias emerged by season of the year between August 2007 and July 2008.*

El 79% de libelúlidos, los ésnidos y cenagriónidos (Tabla I) son táxones propios de ambientes lénticos descubiertos como Las Cuabas (Alayo, 1968, Needham *et al.*, 2000, Esquivel, 2006, Ellenrieder & Garrison, 2009). Los protonéuridos, gónfidos, *E. berenice naeva*, *M. celeno*, *P. domitia* y *T. calverti* son especies consideradas transitorias. No obstante, pese a la riqueza mayoritaria de Anisoptera, *T. dominicanum* resultó dominante en número de individuos, resultado muy similar al obtenido por Alonso-EquíaLiz (2004) para *T. salva* en ambientes con condiciones similares.

Mohr (1947), Ghilarov (1967) y más reciente Damuth (1981), han demostrado que existe relación inversa entre la abundancia y el tamaño de individuos, lo que podría explicar la existencia de especies pequeñas abundantes como *T. dominicanum*, coexistiendo con táxones de gran talla y dominantes.

Además, este cuerpo de agua está sometido a perturbación humana moderada. El lecho, principalmente conformado por fango y piedras aisladas, al parecer es con frecuencia modificado alterando las condiciones que hacen posible el establecimiento de la odonatofauna. No obstante, pudiera ser que esta modificación favorezca el establecimiento de algunas especies pioneras en este ambiente como los gónfidos y protonéuridos (Trapero & Naranjo, 2003), ya que la remoción del sustrato original y la alteración en general del cuerpo acuático, propiciaron la formación de subsistemas que son ideales para estas especies. Esto estaría de acuerdo con la hipótesis de alteración intermedia de Connell (1978) que predice que la mayor diversidad se encontrará bajo estas condiciones.

Patrones de emergencia

Partiendo de los modelos de emergencias propuestos por Corbet (1954, 1958), según las condiciones ambientales de Cuba, los resultados apuntan hacia patrones típicos de especies de verano, ya que al parecer no experimentan diapausa en el último estadio larvario y la emergencia está pobremente sincronizada, con un período amplio en el año. Además, no presentan un patrón homogéneo de emergencia, como afirma Suhling (1995) para los trópicos.

El mayor porcentaje de emergencias ocurre en la temporada lluviosa, coincidiendo con elevadas temperaturas, precipitaciones y el desarrollo acelerado de la vegetación acuática y de orillas (Ponce de León & Rodríguez, 2007), el aumento de las poblaciones de invertebrados (Brewer, 1994), así como los picos reproductivos de estas (Wolda, 1978, Brou & Dozar, 1997, Núñez & Barro, 2003). Todo esto implica mayor disponibilidad de hábitats y alimentos, lo que justifica los patrones de segregación y coexistencias para especies dominantes y que emergen en seis o más meses en el año. Un ejemplo de ello es el patrón de emergencia desarrollado por *T. dominicanum* al presentar los picos de máxima emergencia durante el período lluvioso. Además, el dendrograma agrupó los táxones según el patrón desplegado en relación a los regímenes climáticos.

Por otro lado, pese a que la gran mayoría de estos táxones comparten ambientes similares, la segregación de la emergencia ocurre en función de reducir encuentros potenciales y a la vez la presión de competencia (Benke, 1970). Esto probablemente explica la emergencia conjunta en espacio y período de *M. celeno* y *E. fervida* que ocupan microhábitats diferentes y la segregación entre la primera y *C. servilia* al ser bentónicas las dos (Corbet, 1999; Trapero & Naranjo, 2003). Asimismo, la asincronía detectada en la emergencia de *M. celeno*, *T. abdominalis*, *E. coecum*, *P. integer*, *M. marcella* y *C. adnexa*, sugiere una distribución espacial y temporal, como respuesta a una repartición de los recursos e igualmente evitar la competencia directa (Crowley & Jonson, 1982).

Las especies *P. flavescens*, *E. umbrata*, *E. justiniana*, *M. aequalis* y *A. junius* que emergieron con cuatro y/o menos individuos, son todas de elevada movilidad en estado larval (Esquivel, 2006). Esto permite inferir que pese a que comparten hábitos y hábitat muy cercanos, mantienen sus poblaciones con bajo número de individuos, de forma similar a lo encontrado con los anisópteros de un lago canadiense (Ackerman, 2003).

La emergencia de los zigópteros *I. ramburii*, *I. capreolus* y *L. vacillans* en el mismo mes con similar abundancia, es

común en especies de tamaño similar, que tienden a seleccionar el mismo tipo de presa y al parecer pueden desarrollar competencia interespecífica que dependerá en gran medida de la cantidad de individuos por especies que presentan similitud en tamaño (Crowley & Johnson, 1982). Algo similar ocurrió para *E. civile*, *E. coecum*, *T. dominicanum*, pero en los meses mayo, junio y julio, al comienzo de la temporada lluviosa. No obstante, es probable que seleccionen diferentes microhábitats y así reducir la competencia.

Las especies de odonatos en Las Cuabas al parecer, desarrollan ciclos univoltinos y multivoltinos, si consideramos esta última categoría en sentido amplio incluyendo también al bi y trivoltinismo (Torralba-Burrial & Ocharan, 2003). Además, especies con valores iguales o superiores al 50% de emergencia por temporada, tienen este tipo de patrón al superar el tiempo de vida de una generación en los trópicos (Corbet, 1980, 1999).

Sin embargo, partiendo de la estructura del hábitat, el número de exuvias recolectadas por especies, así como las presiones de competencia y disponibilidad de recursos, los ciclos vitales en Las Cuabas serían mayormente univoltinos para *A. junius*, *C. adnexa*, *E. civile*, *E. coecum*, *E. plebeja*, *M. celeno*, *E. fervida*, *P. flavescens* y *T. abdominalis*, todas ellas especies que ovipositan y se desarrollan en ecosistemas lénticos con vegetación acuática (Trapero & Naranjo, 2003; Esquivel, 2006; Garrison *et al.*, 2006) excepto *M. celeno* que al parecer tiende al bivoltinismo. Este resultado corresponde con la subclasificación propuesta por Corbet (1958) para condiciones tropicales en univoltinas y/o aquellas que requieren dos o más años para completar una generación.

Por otro lado los registros de *C. servilia*, *E. justiniana*, *E. umbrata* y *T. dominicanum* se adecuan a un comportamiento multivoltino (Corbet *et al.*, 2006), considerando la posibilidad de bivoltinismo en *C. servilia*. Debido a que las restantes especies no presentaron datos suficientes, es poco probable inferir el número de generaciones al año. No obstante, el desconocimiento del número de estadios larvarios y la duración de este período, imposibilita confirmar si existe o no solapamiento entre cohortes o generaciones. Además, la observación de adultos ovipositando en más de cinco meses al año, avala el planteamiento anterior, y señala la competencia y variaciones bióticas y abióticas como posibles causas del patrón antes mencionado.

Agradecimiento

Los autores queremos agradecer la colaboración brindada por Alberto Cabrera Anaya, Roger Rivero González, estudiantes de la carrera de Biología en la Universidad de Oriente, y José Alberto Pérez Remesal aficionado a las ciencias biológicas, en la colecta de los ejemplares. Antonio Torralba Burrial contribuyó a la mejora del texto y los análisis de similitud. A los revisores por su dedicación y ayuda en la publicación del presente artículo.

Bibliografía

ALAYO, P. 1968. Las libélulas de Cuba. (Insecta: Odonata). *Torreia*, (N. S.), 2: 3-102.

ACKERMAN, J. 2003. Odonata Larvae in Urban Retention Ponds in Winnipeg, Manitoba, Canada. *Proceedings of the Entomological Society of Manitoba*, 59: 5-15.

ALONSO-EQUÍALIS, P. 2004. *Ecología de las asociaciones de Odonata en el área de influencia de las microcuencas afectadas por la pre-*

sa Zimapán, Querétaro e Hidalgo, México. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro. México.

BENKE, A.C. 1970. A method for comparing individual growth rates of aquatic insects with special reference to the Odonata. *Ecology*, 51(2): 328-331.

BENKE, A & S. BENKE 1975. Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. *Ecology*, 56(1): 302-317.

BREWER, R. 1994. Community and Ecosystem Ecology: structure and diversity. En J. Alexander (ed.). *The Science of Ecology. Second edition*. Saunders College. Florida. p. 263-306.

BROU, V. & C. DOZAR 1997. Distribution and phenologies of Louisiana Sphingidae. *Journal of the Lepidopterists Society*, 51(2): 156-175.

CAPOTE, R & R. BERAZAIN 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Rev. Jard. Bot. Nac.*, 5(2): 1-49.

CLARKE, K.R., P.J. SOMERFIELD & M.G. CHAPMAN 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.

CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 1999: 1302-1309.

CORBET, P.S. 1954. Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature*, 174: 655.

CORBET, P.S. 1958. Temperature in relation to seasonal development of british dragonflies (Odonata). *Proc. Xth. Int. Congr. Ent., Montreal*, 2: 755-757.

CORBET, P.S. 1980. *Biology of Odonata. Annual Review of Entomology*, 25: 189-217.

CORBET, P.S. 1999. *Dragonflies, Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press, Nueva York.

CORBET, P.S. 2003. A positive correlation between photoperiod and development rate in summer species of Odonata could help to make emergence date appropriate to latitude: a testable hypothesis. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 100: 3-17.

CORBET, P.S, F. SUHLING & D. SOENDGERATH 2006. Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 9(1): 1-44.

CROWLEY, P.H & D.M. JOHNSON 1982. Habitat and seasonality as niche axes in and odonate community. *Ecology*, 63: 1064-1077.

DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.

ELLENRIEDER, N & R. GARRISON 2009. Odonata. En: E. Domínguez y H. R. Fernández (Eds). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, pp. 95-143.

ESQUIVEL, C. 2006. *Libélulas de Mesoamérica y el Caribe*. Ed. Inbio.

GARRISON, R. W., VON ELLENRIEDER, N & J.A. LOUTON 2006. *Dragonfly genera (Odonata: Anisoptera) of the New World. An illustrated and annotated key to the Anisoptera*. The John Hopkins University Press.

GHILAROV, M. 1967. Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones. En: K. Petrusewicz (ed). *Secondary productivity of terrestrial ecosystem, principles and methods*. pp. 611-630.

JOHANSSON, F. & T. BRODIN 2003. Effects of fish predators and abiotic factors on dragonfly community structure. *Journal of Freshwater Ecology*, 18(3): 415-423.

JOHANSSON, F., P.H. CROWLEY & T. BRODIN 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 507-513.

JOHNSON, D. M. & P.H. CROWLEY 1980. Odonate "hide and seek": habitat specific rules? En W. C. Kerfoot WC (ed). *The evolution and ecology of zooplankton populations*. University Press of New England, Hanover, pp: 569-579.

KLOTS, E.B. 1932. *Insects of Porto Rico and the Virgin Islands, Odonata or Dragonflies*. Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands 14. New York Academy of Sciences.

KORMONDY, E. 1959. The systematics of Tetragoneuria, based on ecological, life history, morphological evidence (Odonata: Corduliidae). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan*, 107: 1-79.

- LECHA, L. & A. CHUGAEV 1989. *La bioclimatología y alguna de sus aplicaciones en condiciones de clima tropical húmedo*. Editorial Academia. La Habana.
- LIMONGI, J.E. 1989. Estudio morfo-taxonómico de náyades de algunas especies de Odonata (Insecta) en Venezuela (II), *Memorias Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, **49**: 405-419.
- LUTZ, P. & E. MCMAHAN 1973. Five year patterns of emergence in *Tetragoneuria cynosura* and *Gomphus exilis* (Odonata). *Annals of the Entomological Society of America*, **66**: 1343-1348.
- MATHAVAN, S & T.J. PANDIAN 1977. Patterns of emergence, import of egg energy and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. *Hydrobiologia*, **54**: 257-272.
- MOHR, C. 1947. Table of equivalent populations of North America small mammals. *The American Midland Naturalist*, **37**: 223-249.
- NEEDHAM, J., M. WESTFALL & M. MAY. 2000. *Dragonflies of North America*. Scientific Publishers. Gainesville/FL.
- NORLING, U. 1984. The life cycle and larval photoperiodic response of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **13**: 429-449.
- NOVELO, R. 1997a. Clave para la separación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México. Parte I. Zygoptera. *Dugesiana*, **4**(1): 1-10.
- NOVELO, R. 1997b. Clave para la determinación de familias y géneros de las náyades de Odonata de México. Parte II. Anisoptera. *Dugesiana*, **4**(2): 31-40.
- NÚÑEZ, R. & A. BARRO. 2003. Composición y estructura de dos comunidades de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en Boca de Canasí, La Habana, Cuba. *Rev. Biol.*, **17**(1): 8-17.
- PONCE DE LEÓN, J & R. RODRÍGUEZ. 2007. Dinámica poblacional de tres especies de Poeciliidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) en Govea, un arroyo intermitente de Cuba. *Rev. Biol.*, **21**(1-2): 40-45.
- SOLUK, D. 1990. Postmolt susceptibility of Ephemera larvae to predatory stoneflies – constraints on defensive armor. *OIKOS*, **58**(3): 336-342.
- SUHLING, F. 1995. Temporal patterns of emergence of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatatus* (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia*, **302**: 113-118.
- TORRALBA BURRIAL, A. 2009. *Estado ecológico, comunidades de macroinvertebrados bentónicos y de donatos de la red fluvial de Aragón*. Consejo Económico y Social de Aragón, Zaragoza.
- TORRALBA-BURRIAL, A & F. OCHARAN 2003. Emergencia tardía y voltinismo en *Sympetrum fonscolombei* (Odonata: Libellulidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, **33**: 279-280.
- TRAPERO, A. & C. NARANJO 2003. Revision of the order Odonata in Cuba. *Bulletin of American Odonatology*, **2**(7): 23-40.
- TROTTIER, R. 1973. Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of *Anax junius*. *The Canadian Entomologist*, **105**: 975-84.
- WARD, J. V. 1992. *Aquatic Insect Ecology 1. Biology and habitat*. J. Wiley & Sons, Inc. N.Y.
- WATSON, J. 1982. A truly terrestrial dragonfly larva from Australia (Odonata: Corduliidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, **21**: 309-311.
- WESTFALL, M. & M. MAY 1996. *Damselflies of North America*. Scientific publisher: 59-599.
- WOLDA, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 361-381.

Anexo 1. Correlación por rangos de Spearman¹ entre el número de individuos por especie de Odonata y las variables climatológicas registradas entre agosto de 2007 y julio de 2008 en Las Cuabas. / Spearman rank correlation¹ between number of individuals by species of Odonata and climatic variables registered between August 2007 and July 2008 in Las Cuabas.

Variables climatológicas	Mes de emergencia			Mes anterior a la emergencia		
	Especies	r Spearman	p	Especies	r Spearman	p
Temperatura promedio	<i>E. fervida</i>	0,849982	0,001	<i>E. fervida</i>	0,608244	0,036
	<i>C. servilia</i>	0,730113	0,007	<i>A. caraiba</i>	0,627182	0,029
	<i>E. pebleja</i>	0,793223	0,002	<i>E. pebleja</i>	0,844020	0,001
Temperatura máxima	<i>E. fervida</i>	0,813842	0,001	<i>E. fervida</i>	0,632745	0,027
	<i>E. civile</i>	0,678002	0,015	<i>A. junius</i>	0,622543	0,031
	<i>E. plebeja</i>	0,662689	0,019	<i>E. plebeja</i>	0,884643	0,001
	<i>E. umbrata</i>	0,665602	0,018			
Temperatura mínima	<i>E. fervida</i>	0,798191	0,002			
	<i>C. servilia</i>	0,696228	0,012	<i>A. caraiba</i>	0,629386	0,028
	<i>E. plebeja</i>	0,827381	0,001	<i>E. plebeja</i>	0,811696	0,001
Humedad relativa	<i>T. australis</i>	0,728574	0,007	<i>T. australis</i>	0,643372	0,024
	<i>T. calverti</i>	0,703410	0,011	<i>T. calverti</i>	0,625948	0,029
	<i>T. abdominalis</i>	0,796127	0,002	<i>M. marcella</i>	0,577952	0,049
				<i>C. adnexa</i>	0,758596	0,004
Humedad relativa máxima	<i>T. abdominalis</i>	0,678850	0,015	<i>T. calverti</i>	0,712772	0,009
				<i>T. australis</i>	0,714577	0,009
				<i>C. adnexa</i>	0,864730	0,001
Humedad relativa mínima	<i>T. australis</i>	0,756596	0,004	<i>T. australis</i>	0,646798	0,023
	<i>T. calverti</i>	0,735804	0,006	<i>T. calverti</i>	0,622314	0,031
	<i>T. abdominalis</i>	0,619011	0,032	<i>T. abdominalis</i>	0,723548	0,008
				<i>C. adnexa</i>	0,647520	0,023
				<i>T. dominicanum</i>	0,696971	0,012
Días lluviosos				<i>P. hymenaea</i>	-0,610108	0,035
	<i>T. australis</i>	0,677334	0,015	<i>T. australis</i>	0,762001	0,004
	<i>T. calverti</i>	0,671148	0,017	<i>T. calverti</i>	0,748051	0,005
	<i>E. plebeja</i>	0,648820	0,022	<i>T. abdominalis</i>	0,717128	0,009
Precipitaciones	<i>A. caraiba</i>	0,660401	0,019			
	<i>T. australis</i>	0,752618	0,005			
	<i>T. calverti</i>	0,731934	0,007			

¹ Sólo para casos con significación estadística.