

## ESFUERZO DE MUESTREO NECESARIO PARA ESTIMAR LA RIQUEZA ESPECÍFICA MÁXIMA EN TRES COMUNIDADES DE ODONATA EN CUBA EMPLEANDO EXUVIAS

Adrian Trapero-Quintana<sup>1,2</sup>, Bernardo Reyes-Tur<sup>1,3</sup> & Nilia Cuellar Araújo<sup>1,4</sup>

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

<sup>2</sup>atraperocnt@cnt.uo.edu.cu <sup>3</sup>breyescnt@cnt.uo.edu.cu <sup>4</sup>nca@cnt.uo.edu.cu

**Resumen:** La dificultad para registrar la totalidad de las especies en un área determinada es frecuente en los inventarios de diversidad biológica. El presente estudio se realizó con el objetivo de estimar el esfuerzo mínimo de muestreo necesario para determinar la riqueza específica máxima de odonatos en tres hábitats dulceacuícolas de Santiago de Cuba. Se recolectaron las exuvias de odonatos durante un año, en 8 m<sup>2</sup> con una frecuencia semanal. Se estimó, para las tres odonatocenosis, que 30 muestreos constituyen el esfuerzo de captura requerido para obtener la riqueza específica máxima, según el modelo de von Bertalanffy.

**Palabras clave:** Odonata, exuvia, curvas de acumulación de especies, estimado de biodiversidad, Cuba.

**Sampling effort needed to estimate maximum species richness of three Odonata communities in Cuba using exuviae**

**Abstract:** Difficulty in recording all species in a given area is common in biodiversity inventories. The aim of this study is to estimate the minimum sampling effort needed to record the maximum richness of odonates in three freshwater habitats of Santiago de Cuba when only exuviae are sampled. Odonate exuviae were collected weekly in an 8 m<sup>2</sup> area in each locality during one year. With this methodology, for the three communities, 30 samples were needed to obtain maximum species richness, according to von Bertalanffy's model.

**Key words:** Odonata, exuvia, species accumulation curves, biodiversity estimations, Cuba.

### Introducción

Las larvas de los odonatos son generalmente acuáticas, excepto unas pocas que se desarrollan en ambientes semiacuáticos o terrestres como *Megalagrion oahuense* (Blackburn, 1884), *Pseudocordulia* Tillyard, 1908 y *Phenes raptor* Rambur, 1842 (Watson, 1982; Corbet, 1999). Una vez concluido el ciclo larval ocurre la transición o metamorfosis hacia el estado adulto y tiene lugar la emergencia, que se define como el cambio del medio acuático al medio terrestre/aéreo. Para ello la larva se desplaza fuera del agua empleando la vegetación, ramas secas o rocas emergentes y por procesos hormonales se separa del dermatoesqueleto (exuvia), transformándose en un individuo adulto alado (teneral) (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 acuáticos (Soluk, 1990). Se han empleado para determinar patrones de emergencia durante los límites de la época predeterminada, proporción de sexos, tamaño y densidad poblacional en comunidades de libélulas (Corbet, 1999). Adicionalmente, la recolección de exuvias es una evidencia incuestionable de la culminación del ciclo larval de las especies, el éxito reproductivo en los adultos y por consiguiente, un indicador de calidad ambiental para los hábitats dulceacuícolas (Raebel *et al.*, 2010).

Uno de los problemas metodológicos en los estudios de biodiversidad, es la imposibilidad de registrar el total de especies durante un trabajo de muestreo (Gotelli & Colwell, 2001). Este problema se acentúa cuando se estudian los invertebrados, el principal componente de la biodiversidad. En este sentido la valoración de la calidad de los inventarios mediante el análisis de las curvas de acumulación de especies, es una aproximación adecuada (Gray, 2002).

El presente trabajo tiene como objetivo determinar el esfuerzo de muestreo mínimo a partir de la recolecta de exuvias

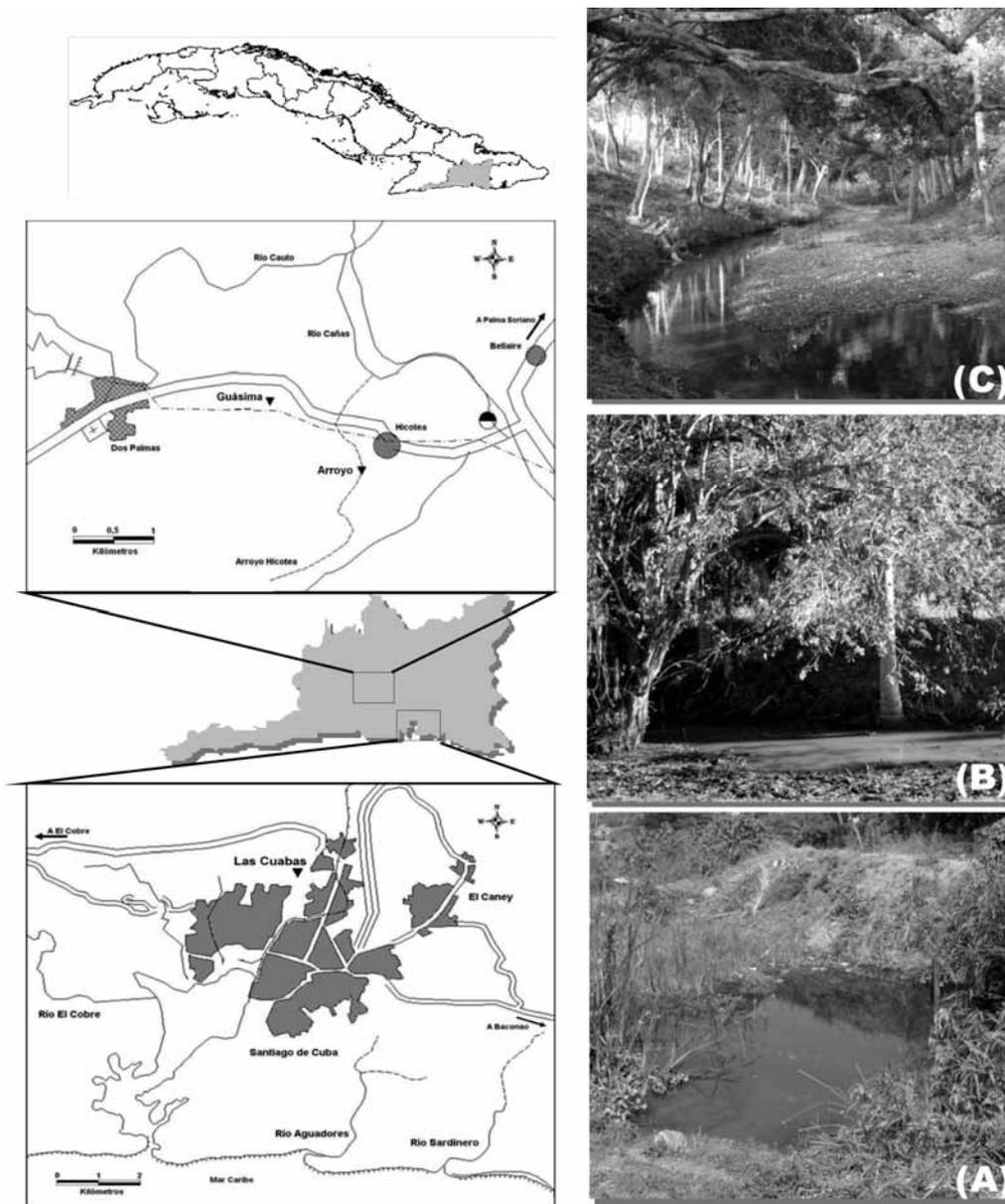
de Odonata, para estimar la riqueza específica máxima en tres hábitats dulceacuícolas.

### Materiales y métodos

Las tres localidades de trabajo se clasificaron según la propuesta para hábitats dulceacuícolas de Cummins & Merritt (1984), Ward (1992) y Corbet (1999) en hábitats lóticos (aguas corrientes) y lénticos permanente y temporal (agua quietas), en relación al flujo y constancia de sus aguas.

Las Cuabas está ubicada al norte de la ciudad de Santiago de Cuba en el kilómetro 5½ de la Carretera Central (aproximadamente 20° 03' 32" N y 75° 49' 08" W, 60 m snm), es una laguna permanente de 120 m<sup>2</sup> (Fig. 1A). El suelo es fersialítico pardo rojizo, sobre serpentinita (Núñez, 1989). 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 (22,1°C mínima y 32,5°C máxima). Este hábitat presenta una permanente insulación y una vegetación riparia ruderal (Capote & Berazaín, 1984), dominada por herbáceas y arbustos aislados. La vegetación hidrófita está formada fundamentalmente por *Typha dominguensis* (Pers.) Kunth, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, y *Cyperus involucratus* Rottb. El fondo es fangoso, con piedras y gravas. La profundidad máxima es de 85 cm y volumen de agua estable. Durante todos los muestreos, se detectaron peces de *Gambusia punctata* (Poey, 1854) con largo promedio de 1,7 cm (n=27).

Guásima es una laguna temporal de 160 m<sup>2</sup> ubicada en el municipio Palma Soriano, cerca de Dos Palmas, Santiago de Cuba (20° 06' 44" N y 76° 03' 22" W, 217 m s.n.m.) de coordenadas (Fig. 1B). Posee suelos húmicos carbonáticos de caliza suave margosa (Núñez, 1989) y forma parte de la cuenca del río Hicotea. Las precipitaciones medias anuales histó-



**Fig. 1.** Ubicación geográfica e imágenes de los hábitats estudiados: Léntico permanente (A), Léntico temporal (B) y lótico (C) de la provincia Santiago de Cuba.

ricas oscilan entre 714–1150 mm con humedad relativa promedio entre 77,8 y 86,7%, con 24,8°C de temperatura media anual (21,4°C mínima y 26,8°C máxima). Constituye un hábitat léntico temporal con insulación filtrada. La vegetación predominante es herbazal secundario (Capote & Berazaín, 1984), con árboles aislados que ocupan el ecótopo de un bosque de galería. El área está sombreada por especies arbóreas como *Guazuma ulmifolia* Lam. y *Samanea saman* (Jacq.) Merr. Además, con elementos secundarios como *Mangifera indica* L. y *Psidium guajaba* L.

Las plantas acuáticas están representadas principalmente por especies del género *Panicum* sp. y de *Cyperus ochraceus* Vahl. El fondo del cuerpo de agua es fangoso con piedras aisladas y abundante hojarasca y 45 cm de profundidad máxima. Entre el 15 de febrero y el 2 de mayo de 2008, este hábitat no presentó agua.

La tercera localidad conocida como Arroyo, es un arroyo permanente de 5 m de ancho en la sección de muestreo (Fig. 1C) (20° 07' 42" N y 76° 02' 32" W, 198 m s.n.m.). Esta área la constituye un cuerpo dulceacuícola lótico con insulación filtrada y bosque secundario (Capote & Berazaín, 1984) en ecotopo de bosque de galería. Abundan individuos de

*Cecropia schraeberiana* Miq. La escasa vegetación acuática y de orilla está formada esencialmente por ciperáceas. El fondo del río es arenoso-gravoso, con 50 cm de profundidad máxima y presencia de *Cladophora* sp. en la época poco lluviosa. La velocidad de la corriente fue de 0,17 m/s aproximadamente. En este cuerpo dulceacuícola se detectaron peces de *G. punctata*, *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) y *Nandopsis tetracanthus* (Cuvier y Valenciennes, 1831), entre julio y octubre de 2008. La caracterización climatológica de este hábitat se corresponde con la descrita para el anterior.

Para la toma de datos se realizaron 42 muestreos desde agosto de 2007 hasta julio de 2008 en el hábitat léntico permanente, mientras para el léntico temporal y lótico fue entre enero y diciembre de 2008. Las muestras se realizaron a partir de las 09.00 horas, 5 horas diarias/mes en cada localidad. La frecuencia de recolecta fluctuó entre 7 y 9 días, según los criterios de Johansson & Brodin (2003) y un estudio preliminar realizado para cada hábitat. Siempre que fue posible se adelantó el muestreo ante el pronóstico de días lluviosos. Previo al inicio del estudio, se realizó la recolecta de exuvias en las áreas seleccionadas.

La recolección de exuvias se realizó según la metodología propuesta por Johansson & Brodin (2003) y Johansson *et al.* (2005). La misma implica la colecta directa de los individuos sobre la vegetación, rocas y tierra, para un transecto de 8 m de largo y 1 m de ancho, en la transición agua-tierra con 50 cm equidistantes de éste límite. Las exuvias colectadas se preservaron en frascos de 25 ml etiquetados, con alcohol a 70%.

La determinación taxonómica de las especies se realizó con ayuda de claves dicotómicas (Klots, 1932; Limongi, 1989; Westfall & May, 1996; Novelo, 1997a,b; Needham *et al.*, 2000) y la colección de referencia para larvas del orden del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente. La identificación se hizo bajo un microscopio estereoscópico marca Carl Zeiss Jena, con aumento de 40X. Todo el material biológico utilizado, se encuentra depositado en la colección entomológica del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente.

Para estimar la riqueza por extrapolación se construyeron las curvas de acumulación de especies observadas y se modeló el conteo de nuevas especies con respecto al esfuerzo de muestreo, donde el valor de la riqueza estimada es la asíntota de la curva (Palmer, 1990; Soberón & Llorente, 1993).

En el presente estudio se utilizaron los modelos de Clench (1979) y von Bertalanffy (1938). El primer modelo, predice que la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará (hasta un máximo) conforme mayor sea el esfuerzo de muestreo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero el trabajo de campo la aumenta (Soberón & Llorente, 1993).

La ecuación de Clench utilizada fue:

$$E(S) = \frac{a}{b} (1 - e^{-bx})$$

Por otro lado, el modelo von Bertalanffy, predice que conforme la lista de especies aumenta, la probabilidad de añadir una especie nueva disminuye de forma exponencial y la fórmula aplicada fue:

$$E(s) = \frac{ax}{1 + bx}$$

Para ambas ecuaciones  $E$ : es el número esperado de especies,  $a$ : es la ordenada o tasa de incremento de nuevas especies al interceptar en el eje Y,  $b$ : la pendiente o parámetro relacionado con la forma de la curva y  $x$ : el número acumulado de muestras. Los datos fueron aleatorizados para obtener el promedio estadístico de adición para las especies con el aumento del esfuerzo de muestreo, a través del programa Estimates 7.5. El ajuste de los modelos de Clench y von Bertalanffy para las curvas de acumulación de especies, se realizó con el programa STATISTICA® 8.0, StatSoft. El método de ajuste fue Simplex y Quasi-Newton, ya que según Jiménez-Valverde & Hortal (2003) es uno de los más consistentes.

## Resultados y discusión

En el hábitat léntico permanente se registraron 31 especies, ocho de Zygoptera (26%) y 23 de Anisoptera (74%) pertenecientes a cinco familias y 22 géneros, para 504 individuos (81% Anisoptera) (Tabla I). Para el hábitat léntico temporal los registros fueron 26 especies de libélulas; ocho para Zygoptera (31%) y 18 de Anisoptera (69%) pertenecientes a cinco familias y 20 géneros, en 434 exuvias (82% Anisoptera).

**Tabla I.** Porcentaje de exuvias de Odonata recolectadas en los hábitats léntico permanente (LP), léntico temporal (LT) y lóxico (L). \* Especies endémicas de Cuba, \*\* Especies endémicas de Las Antillas. *Percentage of exuvias of Odonata collected in the studied habitats: lentic permanent (LP), lentic temporary (LT) lotic (L), \* Endemic species of Cuba; \*\* Endemic species of West Indies.*

Suborden / Familia	Hábitats		
Especie	LP	LT	L
<b>Zygoptera</b>			
<b>Lestidae</b>			
<i>Lestes forficula</i> Cambur, 1842	–	2,3	0,2
<i>Lestes spumarius</i> Hagen in Selys, 1862	–	0,5	
<i>Lestes tenuatus</i> (Rambur, 1842)	–	9,5	1,7
<b>Protoneuridae</b>			
<i>Neoneura maria</i> (Scudder, 1866)*	0,2		9,9
<i>Protoneura capillaris</i> (Rambur 1842)*	0,2	1,4	17
<b>Coenagrionidae</b>			
<i>Enallagma civile</i> (Hagen, 1861)	3,7	–	–
<i>Enallagma coecum</i> (Hagen, 1861)	3,2	0,9	6,3
<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	0,2	–	–
<i>Ischnura hastata</i> (Say, 1839)	–	2,8	0,5
<i>Ischnura ramburii</i> (Selys, 1850)	0,4	–	–
<i>Leptobasis vacillans</i> Hagen in Selys, 1877	0,9	0,2	–
<i>Telebasis dominicanum</i> (Selys, 1857)**	10,4	0,5	0,2
<b>Anisoptera</b>			
<b>Aeshnidae</b>			
<i>Anax amazili</i> (Burmeister, 1839)	–	0,5	–
<i>Anax junius</i> (Drury, 1770)	1,8	–	–
<i>Coryphaeschna adnexa</i> (Hagen, 1861)	8,1	0,2	–
<i>Gynacantha nervosa</i> Rambur, 1842	–	0,9	0,7
<i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)	–	3,5	1,6
<i>Triacanthagyna septima</i> (Selys, 1857)	–	2,8	0,2
<b>Gomphidae</b>			
<i>Aphylla caraiba</i> (Selys, 1854)	1,2	–	–
<i>Progomphus integer</i> Hagen in Selys, 1878**	0,4	–	5,8
<b>Libellulidae</b>			
<i>Cannaphila insularis funerea</i> (Carpenter, 1897)	0,2	–	–
<i>Crocothemis servilia</i> (Drury, 1770)	14	2,1	0,7
<i>Dythemis rufinervis</i> (Burmeister, 1839)**	–	0,9	5,6
<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	0,2	0,2
<i>Erythrodiplax fervida</i> (Erichson, 1848)	9,6	0,2	–
<i>Erythrodiplax justiniana</i> (Selys, 1857)**	3,5	0,2	0,2
<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	3,3	2,3	0,5
<i>Macrothemis celeno</i> (Selys, 1857)**	5,5	4,6	37
<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	40,7	1,8
<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)	1,6	16,3	2,7
<i>Pantala hymenaea</i> (Say, 1839)	0,6	0,7	0,2
<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)	0,2	3,2	2,9
<i>Scapanea frontalis</i> (Burmeister, 1839)**	–	1,7	4,1
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	0,6	–	–
<i>Tramea abdominalis</i> (Rambur, 1842)	16,9	0,9	–
<i>Tramea calverti</i> Muttkowski, 1910	0,8	–	–

En el hábitat lóxico se detectaron 22 especies; siete de Zygoptera (36%) y 15 de Anisoptera (64%), pertenecientes a seis familias y 18 géneros. Se recolectaron 443 individuos con 68% para Anisoptera (Tabla I).

Las curvas generadas por las funciones de Clench y von Bertalanffy constituyen evidencia que la riqueza observada de especies en todos los hábitats se encuentra entre sus respectivos valores asíntóticos (Fig. 2 A-C). Los coeficientes de determinación alcanzaron valores mayores que 96%; lo cual revela la elevada eficiencia de todos los modelos para predecir la acumulación de especies respecto al número de muestreos. Las predicciones a partir del modelo de von Bertalanffy siempre subestimaron el número máximo de especies en cada hábitat, aunque las diferencias no exceden las dos especies.

En el caso de Clench, estas predicciones sobrestiman en mayor grado el máximo acumulado con diferencias entre cuatro y seis especies (Fig. 2). En los hábitats estudiados se necesitaron al menos 30 muestreos para recolectar la riqueza específica máxima según el modelo de von Bertalanffy (Fig. 2).

En relación al número de exuvias acumuladas, en el hábitat léntico permanente se obtuvo el 50% a los cinco meses (enero de 2008) después de iniciado el muestreo (Fig. 3A). Sin embargo, en el hábitat lótico dicha proporción de individuos se recolectó a los tres meses, mientras en el léntico temporal demoró siete meses (Fig. 3C).

El período en que se alcanzó la tasa de emergencia máxima varió en magnitud y duración. Los valores más elevados se detectaron en hábitat léntico temporal con cinco exuvias diarias durante 51 días. En el lótico se alcanzó igual valor pero con menor extensión temporal, 25 días. Adicionalmente, en el hábitat léntico permanente se registraron tres exuvias/día como tasa máxima, en 49 días.

Los coeficientes de determinación de las curvas de acumulación de especies, en los tres hábitats estudiados indican que la riqueza específica registrada es la adecuada según las previsiones teóricas del modelo de von Bertalanffy. Lo anterior concuerda con Jiménez-Valverde & Hortal (2003), quienes señalan que las listas de especies más completas son aquellas cuyas curvas tienen coeficientes de determinación cercanos a 100%. No obstante, la velocidad de adición de las especies fue diferente para los hábitats, ya que los picos mínimos de tasa de emergencia resultaron más extremos en el hábitat léntico temporal (20 exuvias en 179 días) y lótico (29 exuvias en 140 días). El factor determinante en este aspecto se relaciona con las características intrínsecas del hábitat (fluctuaciones del hidropériodo, presencia/ausencia de peces como depredadores potenciales), ya que la experiencia y el método fueron constantes.

Al retomar los criterios de Gotelli & Colwell (2001) sobre la imposibilidad de registrar el total de especies, como un serio problema metodológico en este tipo de estudios, las curvas de acumulación facilitan una mejor planificación del muestreo. Esto se debe a que estiman el esfuerzo requerido para conseguir inventarios confiables (Lamas *et al.*, 1991; Soberón & Llorente, 1993; Colwell & Coddington, 1994).

Los estudios del orden Odonata, que contienen curvas de acumulación de especies o individuos se han limitado a menos de seis táxones (Cower & Kormondy, 1963; Willey, 1974; Mathavan & Pandian, 1977; Suhling, 1995; Jacob & Suhling, 1999; Förster & Soluk, 2004; Richter *et al.*, 2008). Además, se circunscriben a los períodos de emergencias entre dos y tres meses, excepto el de Mathavan & Pandian (1977)

en la India. El resto de los trabajos se realizaron en latitudes superiores a 30° norte, donde la emergencia anual puede estar confinada a un solo día (Johnson, 1963), aunque lo normal es que se extienda al menos un mes. En especies con período de emergencia entre 13-24 días, el 90% de la población emerge en cuatro días (Ubukata, 1974).

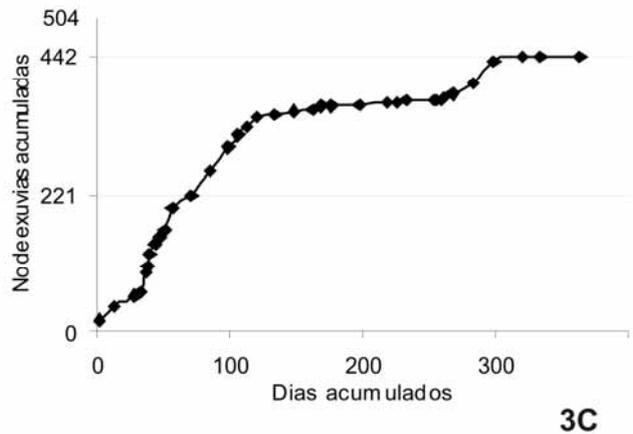
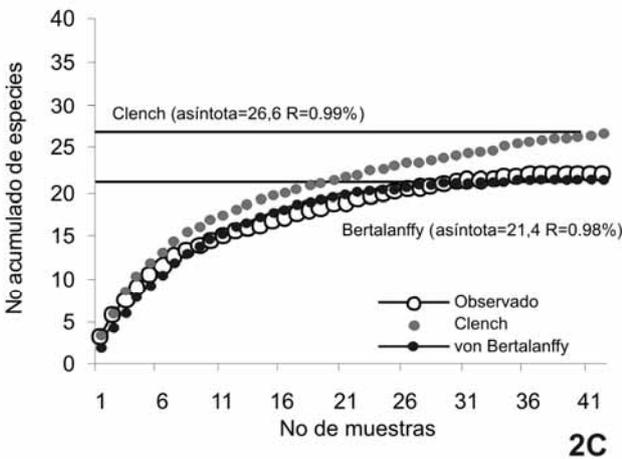
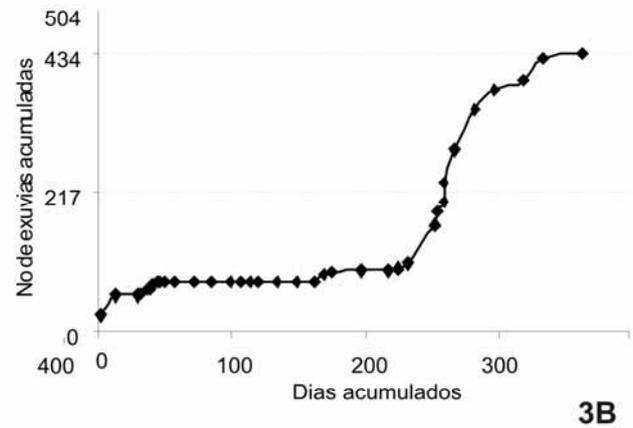
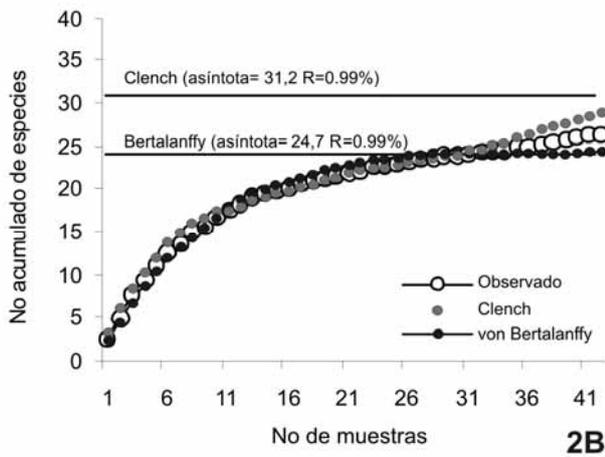
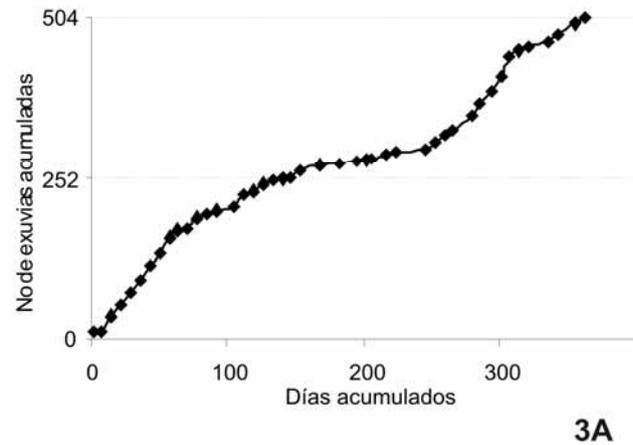
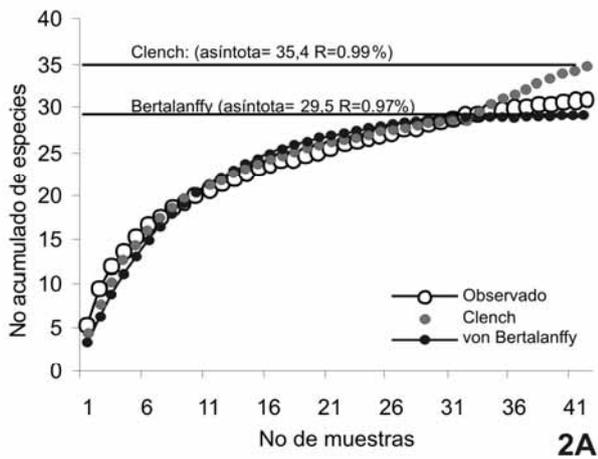
Las curvas de acumulación de especies de Odonata, también se han utilizado para determinar la eficacia del muestreo basado en la recolecta de larvas. Para comunidades del delta en el río Alabama, McCreadie *et al.* (2005) aplicaron curvas de rarefacción. A partir de los métodos empleados, esta aproximación asumía que todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados en el área de estudio. Por otra parte, la estrategia de Gómez & Novelo (2010) para estudios con larvas del río Pinolapa en México, se basó en la comparación de curvas a partir de estimadores de riqueza paramétricos y no paramétricos. En ambos casos las recolectas se extendieron por un año, sin embargo, la frecuencia de muestreos no fue mayor que una vez por mes.

Los resultados del presente estudio demuestran que 30 muestreos espaciados entre siete y nueve días, constituyen el esfuerzo adecuado para obtener la riqueza específica máxima en cada hábitat, al menos para condiciones similares ecológicas y de latitud. Lo anterior significa que cada mes se muestrearon entre 15 y 20 horas, en 8 m<sup>2</sup>. Esta metodología permite caracterizar el patrón de emergencia en odonatos (Pollard & Berrill, 1992), distancia, sustratos y selección de sitios de emergencia (Worthen, 2010), variación estacional de la talla, proporción de sexos, protandria y protoginia, tasa de mortalidad (Corbet, 1999), entre otros. Constituye una herramienta confiable para estimar densidad poblacional y abundancia en estudios de sucesión ecológica (Wildermuth, 1999), censo poblacional en ecosistemas frágiles (Aliberti-Lubertazzi & Ginsberg, 2009), restauración y productividad de hábitats (D'Amico *et al.*, 2004), calidad biológica de las aguas (Chovanec & Raab, 1997; Förster & Soluk, 2004).

Todo esto es posible, ya que la presencia/ausencia de las exuvias es la única prueba de la culminación del ciclo larval y del éxito reproductivo en los adultos (Raebel *et al.*, 2010). Además, reporta ahorro de recursos financieros y causa un impacto mínimo sobre las comunidades larvales.

### Agradecimiento

Los autores agradecen 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.



**Fig. 2.** Curvas de acumulación de especies de odonatos generadas por los modelos Clench y von Bertalanffy en: (A) hábitat léntico permanente Clench: ( $a=4,83$ ,  $b=0,14$ ); Bertalanffy ( $a=3,43$ ,  $b=0,12$ ) entre agosto de 2007 y julio de 2008, (B) hábitat léntico temporal Clench ( $a=1,55$ ,  $b=0,11$ ); Bertalanffy ( $a=2,79$ ,  $b=0,11$ ) y (C) hábitat lóxico Clench ( $a=3,23$ ,  $b=0,12$ ); Bertalanffy ( $a=2,46$ ,  $b=0,11$ ) entre enero y diciembre de 2008.

**Fig. 3.** Curvas de acumulación de exuvias de odonatos en: (A) hábitat léntico permanente, entre agosto de 2007 y julio de 2008, (B) hábitat léntico temporal y (C) hábitat lóxico entre enero y diciembre de 2008.

## Bibliografía

- ALIBERTI LUBERTAZZI, M. & H. GINSBERG 2009. Persistence of dragonfly exuviae on vegetation and rock substrates. *Northeastern naturalist*, **16**: 141-147.
- BERTALANFFY, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, **10**: 181-213.
- CAPOTE, R. & R. BERAZAÍN 1984. Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, **5**(2): 1-49.
- CHOVANEC, A. & R. RAAB 1997. Dragonflies (Insecta: Odonata) and the ecological status of newly created wetlands: Examples for long-term bioindication programmes. *Limnologia*, **27**: 381-392.
- CLENCH, H. 1979. How to make regional lists of butterflies. Some thoughts. *Journal of Lepidopterist's Society*, **33**:216–231.
- COLWELL, R. & J. CODDINGTON 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, **345**: 101-118.
- CORBET, P.S. 1999. *Dragonflies, Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press, Nueva York.
- COWER, J. & E. KORMONDY 1963. Life history of damselfly *Lestes rectangularis* with special reference to seasonal regulation. *Ecology*, **44**: 398-402.
- CUMMINS, K. & R. MERRIT 1984. Ecology and distribution of aquatic insect. En: Merrit, R. & K. Cummins (eds.). *An introduction to the aquatic insect of North America*. Kendall/Hunt, Dubuque, pp 59-65.
- D'AMICO, F., S. DARBLADE, S. AVIGNON, S. BLANC-MANEL, & S. ORMEROD 2004. Odonates as indicators of shallow lake restoration by liming: comparing adult and larval responses. *Restoration Ecology*, **12**: 439-446.
- ESQUIVEL, C. 2006. *Libélulas de Mesoamérica y el Caribe / Dragonflies and damselflies of Middle America and the Caribbean*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia.
- FÖRSTER, S. & D. SOLUK 2004. Evaluating exuvia collection as a management tool for the federally endangered Hine's Emerald dragonfly, *Somatochlora hineana* Williamson (Odonata: Corduliidae). *Biological Conservation*, **118**: 15-20.
- GÓMEZ, J. & R. NOVELO 2010. Richness and structure of an Odonata larval assemblage from Río Pinolapa, Tepalcatepec, Michoacán, Mexico in relation to their habitat characteristics. *Odonatologica*, **39**: 287-303.
- GOTELLI, N. & R. COLWELL 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379-391.
- GRAY, J. S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*, **244**: 285-297.
- JACOB, C. & F. SUHLING 1999. Risky times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). *Aquatic Insects*, **21**: 1-10.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & J. HORTAL 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, **8**: 151-161.
- JOHANSSON, F. & T. BRODIN 2003. Effects of fish predators and abiotic factors on dragonfly community structure. *Journal of Freshwater Ecology*, **18**: 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, C. 1963. A note on synchronized emergence in *Gomphus vastus* Walsh (Odonata: Gomphidae). *The Canadian Entomologist*, **95**: 68-69.
- KLOTS, E. 1932. *Insects of Porto Rico and the Virgin Islands, Odonata or Dragonflies*. Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands. New York Academy of Sciences, NY.
- LAMAS, G., R. ROBBINS & D. HARVEY 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional del Manu, Peru, with an estimate of its species richness. *Publicaciones del Museo de Historia Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, **40**: 1-19.
- LIMONGI, J. 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.
- 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.
- MCCREADIE, J., D. IHLE & P. ADLER 2005. Biodiversity of larval damselflies and dragonflies (Insecta: Odonata) in the Lower Mobile/Tensaw Delta, Alabama. *Southeastern Naturalist*, **4**: 321-334.
- NEEDHAM, J., M. WESTFALL & M. MAY 2000. *Dragonflies of North America*. Scientific Publishers. Gainesville/FL.
- 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, A. 1989. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. XII. Paisajes. Regiones naturales y antrópicas. XII. 6. Instituto de Geografía e ICGC. La Habana.
- PALMER, M. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, **71**: 1195-1198.
- POLLARD, J. & M. BERRILL 1992. The distribution of dragonfly nymphs across a pH gradient in south-central Ontario lakes. *Canadian Journal of Zoology*, **70**: 878-885.
- RAEBEL, E., T. MERCKX, P. RIORDAN, D. MACDONALD & D. THOMPSON 2010. The dragonfly delusion: why it is essential to sample exuviae to avoid biased surveys. *Journal of Insect Conservation*, **14**: 523-533.
- RICHTER, O., F. SUHLING, O. LLER & D. KERN 2008. A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate. *Freshwater Biology*, **53**: 1868-1880.
- SOBERÓN, J. & J. LLORENTE 1993. The use of the species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**: 480-488.
- SOLUK, D. 1990. Postmolt susceptibility of Ephemera larvae to predatory stoneflies – constraints on defensive armor. *Oikos*, **58**: 336-342.
- SUHLING, F. 1995. Temporal patterns of emergence of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatus* (Odonata: Gomphidae). *Hydrobiologia*, **302**: 113-118.
- TROTTIER, R. 1973. Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of *Anax junius*. *The Canadian Entomologist*, **105**: 975-984.
- UBUKATA, H. 1973. Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. I. Emergence and pre-reproductive periods. *Journal of Faculty of Science of Hokkaido University, Ser 6, Zoology*, **19**: 251-269.
- WARD, J. 1992. *Aquatic Insect Ecology 1. Biology and habitat*. J. Wiley & Sons, Inc. Nueva York.
- WATSON, J. 1982. A truly terrestrial dragonfly larva from Australia (Odonata: Corduliidae). *Journal of Australian Entomological Society*, **21**: 309-311.
- WESTFALL, M. & M. MAY 1996. *Damselflies of North America*. Scientific publisher: Gainesville.
- WILDERMUTH, H. 1999. Populationsdynamik der Grossen Moosjungfer, *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier, 1825 (Odonata: Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, **3**: 25-39.
- WILLEY, R. 1974. Emergence patterns of the subalpine dragonfly *Somatochlora semicircularis*. *Psyche*, **81**: 121-33.
- WORTHEN, W. 2010. Emergence-site selection by the dragonfly *Epi-theca spinosa* (Hagen). *Southeastern Naturalist*, **9**(2): 251-258.