

MARIPOSAS (PAPILIONOIDEA) Y LIBÉLULAS (ODONATA) DE HUMEDALES AL SUR DE LAS PROVINCIAS DE ARTEMISA Y MAYABEQUE, CUBA.

BUTTERFLIES (PAPILIONOIDDEA) AND DRAGONFLIES (ODONATA) OF WETLANDS AT THE SOUTH OF ARTEMISA AND MAYABEQUE PROVINCES, CUBA.

JORGE LUIS FONTENLA✉, YANNI FONTENLA

Departamento de Zoología, Instituto de Ecología y Sistemática, Carretera de Varona No. 11835 entre Oriente y Lindero, Reparto Parajón, Municipio Boyeros, La Habana 19 C.P. 11900, Cuba.

RESUMEN: Se determina e interpreta la composición de especies y patrones espaciales de mariposas y libélulas en seis áreas de humedales al sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque, Cuba Centro Occidental. Cuatro de las localidades se ubicaron a través del Dique Sur. Se observaron 41 especies de mariposas y 20 de libélulas. La representatividad de especies con relación al total nacional para cada grupo fue de 22 % y 23 % respectivamente. Las mariposas exhibieron conectancia espacial (47 %) superior a la de las libélulas (35 %). La disimilitud en la composición de especies entre sitios resultó elevada en ambos grupos. La vía hacia Playa Mayabeque fue la localidad más conectada en mariposas y el tramo del Dique Sur asociado a Playa Majana fue la de mayor conectividad para las libélulas. El patrón espacial resultó anidado de manera significativa en mariposas y aleatorio en libélulas. Entre las mariposas se distingue un núcleo definido de especies generalistas de hábitats. Las especies más abundantes de mariposas fueron *Anartia jatrophae*, *Ascia monuste* y *Phoebis sennae*. En las libélulas se destacan *Pantala flavescens* y *Miathyria marcella* como especies abundantes, *Erythrodiplex berenice* como especialista ecológico y *Leptobasis vacillans* como especie poco común.

PALABRAS CLAVES: anidamiento espacial, conectancia espacial, disimilitud beta, especies núcleos.

ABSTRACT: Species composition and spatial patterns of butterflies and dragonflies are determined and interpreted in six areas of wetlands South of Artemisa and Mayabeque provinces, Western Central Cuba. Four sites were located along the South Dam. There were observed 41 butterflies and 20 dragonflies species. In relation to the total Cuban species in each group, local proportion was 22 % and 23 %, respectively. Butterflies exhibited spatial connectance (47 %) higher than the dragonflies' (35 %). Dissimilarity species composition among sites was high in both groups. The road to Mayabeque Beach was the most connected locality in butterflies and the stretch of the South Dam associated to Majana Beach was the most connected locality in dragonflies. The spatial pattern in butterflies was significant nested and in dragonflies did not differ from random. There was a distinct core in butterflies of habitat generalist species. The most abundant butterfly species were *Anartia jatrophae*, *Ascia monuste* y *Phoebis sennae*. It is worth to mention among dragonflies to *Pantala flavescens* and *Miathyria marcella* as abundant species, *Erythrodiplex berenice* as habitat specialist, and *Leptobasis vacillans* as uncommon species.

KEY WORDS: beta dissimilarity, core species, spatial connectance, spatial nestedness.

✉ Jorge Luis Fontenla
fontenla@ecologia.cu

Recibido: 24 de abril de 2021

Aceptado: 03 de junio de 2021



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



<https://eqrcode.co/a/ND8s3K>

INTRODUCCIÓN

Las áreas costeras o muy cercanas a la costa meridional de las provincias de Artemisa y Mayabeque, en Cuba Centro Occidental, constituyen humedales que se extienden a lo largo de 129 km con una anchura que varía, desde 2 km hasta 10 km en su extremo oriental. Este sistema ecológico representa una zona de interfaces entre el ambiente marino y el terrestre, lo que le confiere una elevada fragilidad ecológica. En estos humedales predominan bosques de mangles, así como bosques de ciénaga muy antropizados, herbazal de ciénaga y numerosos componentes sinantrópicos introducidos o colonizadores (Menéndez *et al.*, 2006; Ricardo *et al.*, 2009). Borhidi (1996) clasifica esta área dentro del sector fitogeográfico de Cuba Centro Occidental (Havanicum) en el distrito Güinense o llanura Artemisa-Colón.

La zona paralela a la costa entre Playa Majana, en la provincia de Artemisa, y las cercanías del canal del Surgidero de Batabanó, provincia de Mayabeque, se caracteriza por la existencia de una estructura hidrotécnica, llamada Dique Sur. La obra consiste en un terraplén de aproximadamente 52 km de longitud, cuya altura promedio es de 2 m y su anchura entre 7-8 m. Aproximadamente cada 2 km, existen badenes que permiten el paso del exceso de agua desde el lado norte hacia el lado sur del Dique. El objetivo de esta obra es aminorar el escurrimiento de agua dulce hacia el mar y contrarrestar la intrusión marina (Menéndez *et al.*, 2006).

Resulta necesario conocer e interpretar la composición específica de diferentes grupos de fauna en sistemas ecológicos como el descrito, dada su importancia en la dinámica costa-ecosistemas terrestres. Uno de estos posibles grupos lo constituyen las mariposas. Estos insectos reaccionan de manera rápida ante cambios ambientales (Lee *et al.* 2015; Sharma y Sharma, 2017), por lo que se consideran indicadores de la salud o calidad ecológica de sus ambientes locales (Drewniak *et al.*, 2016; Trivellini *et al.*, 2016). Un importante servicio ecosistémico que desarrollan es la polinización, cuya importancia a nivel global sólo cede ante abejas y avispas (Wang *et al.*, 2020). En Cuba se conocen 189 especies de mariposas más 13 registros ocasionales. De esta cifra, 43 especies y 34 subespecies constituyen endemismos nacionales (Mancina *et al.*, 2020).

Un grupo muy asociado a zonas de humedales es el de las libélulas (Odonata), las cuales exhiben una función importante como depredadores y recursos para otros organismos. Consecuencia de la elevada capacidad de vuelo de muchas especies, estos insectos ofrecen información acerca de movimientos

a través del paisaje, (Villalobos-Jimenez *et al.*, 2016). Por otra parte, resultan muy sensibles a tensores ambientales y, al presentar un estado inmaduro acuático y un estado adulto aéreo, se les consideran vínculos importantes de la diversidad biológica entre ecosistemas de aguas dulces y terrestres (Goertzen y Suhling, 2018; Uniyal *et al.*, 2019).

La odonatofauna cubana comprende 88 especies, 62 de las cuales pertenecen al suborden Anisoptera y 26 especies al suborden Zygoptera. El endemismo es bajo (7 %) con sólo seis especies, todas del suborden Zygoptera (Trapero-Quintana *et al.*, 2018). La mayor parte de las observaciones sobre composición de odonatos en Cuba se ha concentrado en las regiones oriental y central (Lim-Franco y Trapero-Quintana, 2020).

Hasta el presente, no existe información publicada sobre los ensamblajes de mariposas o de libélulas que habitan el sistema ecológico de humedales al sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque. El objetivo general de este estudio es conocer la composición de especies y el patrón espacial general de los ensamblajes observados de mariposas y libélulas a partir de una matriz de incidencias especies/sitios en diferentes áreas de los humedales al sur de las provincias de Artemisa y Mayabeque, Cuba Centro-Occidental.

Este análisis debe considerarse preliminar, consecuencia de un número relativamente reducido de observaciones. No obstante, resulta pertinente, al considerar las restricciones de acceso a las áreas del Dique Sur y otras limitaciones de índole diversa que harían incierta una posible continuación del trabajo de campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREAS DE ESTUDIO

Las observaciones se realizaron a lo largo del Dique y otras áreas del humedal durante los meses de junio, octubre y noviembre de 2018, abril, mayo y noviembre de 2019 y enero de 2020. Las localidades en el Dique fueron, de oeste a este, los tramos cercanos a Playa Majana, Playa Guanímar, Playa Cajío y Surgidero de Batabanó. Otras áreas visitadas fueron el sitio Embarcadero y la vía desde la entrada de este sitio hacia Playa Mayabeque. La distancia entre el primero y el último de los sitios fue de aproximadamente 60 km. Las coordenadas entre sitios fueron las siguientes: 22.70877°N, -82.75602°W y 22.68637°N, -82.15897°W.

Embarcadero se caracteriza por un camino de tierra bordeado por canales hacia un canal más ancho que atraviesa un bosque de ciénaga. El resto de los sitios consistieron en terraplenes o viaductos

flanqueados por canales o terrenos inundables que sustentan áreas de manglares, bosques de ciénaga o herbazales de ciénaga. En ambos lados de los caminos se desarrollan franjas de vegetación sinantrópica, rica en recursos florales. En cada tramo del Dique y en la vía hacia Playa Mayabeque se recorrían alrededor de 3 km en cada visita, observando la vegetación y la superficie de los canales. En la localidad de Embarcadero el recorrido de las observaciones resultó algo menor (Fig. 1).

ANÁLISIS DE DATOS

La riqueza observada de especies se evaluó mediante dos estimadores no paramétricos, el Chao2-bc, forma corregida del Chao2, y el ICE. El primer estimador se basa en la frecuencia de especies en uno y dos sitios. El segundo asume que las probabilidades de detección son heterogéneas entre especies y se basa en la cobertura de presencias en la matriz. La selección de estos índices tuvo en cuenta que el coeficiente de variación de las especies menos frecuentes fuera $<0,80$. El programa utilizado fue SPADE (Chao y Shen, 2009).

Se determinó la conectancia o llenado de matriz, como proporción observada de incidencias de especies por sitios con relación al número de incidencias o conexiones totales posibles (total de

filas $\times$ total de columnas). La conectancia expresa una medida clave de la cohesión de los vínculos del sistema (Delmas *et al.*, 2018; Landi *et al.*, 2018), de especies-sitios en este caso.

La disimilitud global de la composición de especies entre todos los sitios se calculó mediante la expresión de beta para unidades múltiples (≥ 3), donde $\beta_{to} = [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)] / [\sum St - S_i] + [\sum \min(b, c)] + [\sum \max(b, c)]$. El término b es el número de especies en el sitio b , pero no en c , y viceversa respecto de c . S_i es la riqueza de especies del conjunto de sitios y S_i la riqueza de especies en cada sitio.

β_{to} se desglosó en un componente de reemplazo de especies (una especie es sustituida por otra): $\beta_{re} = 2[\sum \min(b, c)] / [\sum St - S_i] + [\sum \max(b, c)] + [\sum \min(b, c)]$, más un componente de diferencia de riqueza de especies (se adicionan especies entre un sitio y el otro). $\beta_{ri} = [\sum \max(b, c)] - [\sum \min(b, c)] / [\sum St - S_i] + [\sum \max(b, c)] + [\sum \min(b, c)]$ (Ensing y Pither, 2015). La importancia relativa del reemplazo equivale a $IR_{re} = \beta_{re} / \beta_{to}$ y la importancia relativa de la diferencia en riqueza de especies equivale a $IR_{ri} = \beta_{ri} / \beta_{to}$ (Carvalho *et al.*, 2013; Chen y Schmera, 2015).

La disimilitud promedio entre sitios se calculó con la formulación para unidades múltiples aplicada a pares de sitios, pero sin el uso de las sumatorias. Los valores promedios de los ensamblajes se compararon



FIGURA 1. Vistas de los sitios de observación. Estanque de agua dulce en un badén del Dique Sur (A). Badén típico del dique Sur (B). Vista del Dique Sur cercano a Playa Majana (C). Localidad Embarcadero (D).

FIGURE 1. Views of observation sites. Fresh water pond in a pothole of the South Dam (A). Typical pothole of the South Dam (B). View of the south dam near Majana Beach (C). Pier locality (D).

mediante los límites de confianza de la disimilitud entre sitios según el método de percentil ajustado con 10 000 iteraciones de Bootstrapping. El programa utilizado fue PAST 3.17 (Hammer *et al.*, 2001).

El ordenamiento espacial o asociación no jerárquica de la composición de especies entre sitios, se efectuó mediante un análisis de escalado multidimensional no métrico (NMDS). Las configuraciones seleccionadas fueron aquellas con el valor mínimo de estrés ($<0,15$) y la correlación mayor con el primer eje (R^2), la cual fue obtenida con el índice de Jaccard. Los sitios más asociados entre sí por la similitud de su composición de especies se visualizaron mediante el trazado de un árbol de tendido mínimo. El programa utilizado fue PAST 3.17 (Hammer *et al.*, 2001).

Una configuración espacial anidada es un patrón de orden donde las especies más comunes o distribuidas tienden a incidir en cualquier sitio, mientras que las especies más escasas tienden a incidir en los sitios más ricos en especies (Ulrich y Almeida-Neto, 2012; Ulrich *et al.*, 2017). El nivel de anidamiento se calculó mediante el índice NODE, el cual computa la superposición entre pares de especies y su llenado decreciente en la matriz. Se aplicó un modelo nulo fijo-fijo, que mantiene las filas (especies) y columnas constantes en cada iteración. Este modelo es muy poco propenso a rechazar la hipótesis nula (no anidamiento) siendo

esta verdadera. Se aplicaron 1000 iteraciones de los datos originales.

La significación estadística se detectó mediante el tamaño de efecto estandarizado (SES), que indica cuánto se aparta del valor nulo el valor observado. Valores negativos $\geq -2,0$ indican anidamiento significativo. Como este índice asume que las observaciones siguen distribución normal, la significación estadística se evaluó también por la probabilidad de error de la hipótesis nula (H_0). El programa utilizado fue NODF (Ulrich, 2010).

RESULTADOS

Se observaron 41 especies de mariposas (Fig. 2A-D). Los estimadores de riqueza de especies ofrecieron valores entre 46 y 49 especies. Así, el número de especies observadas osciló entre 84 % y 89 % de las esperadas. Por otra parte, se observaron 20 especies de libélulas, cuyos valores estimados oscilaron entre 25 y 26 especies. Las especies observadas representaron entre 76,9 % y 80 % de las esperadas (Tabla 1).

Las mariposas pertenecieron a cuatro de las seis familias presentes en Cuba. El endemismo estuvo representado por dos especies y seis subespecies, lo cual constituyó 4,6 % y 17,6 %, respectivamente, del endemismo específico y subespecífico totales de mariposas del archipiélago cubano. La

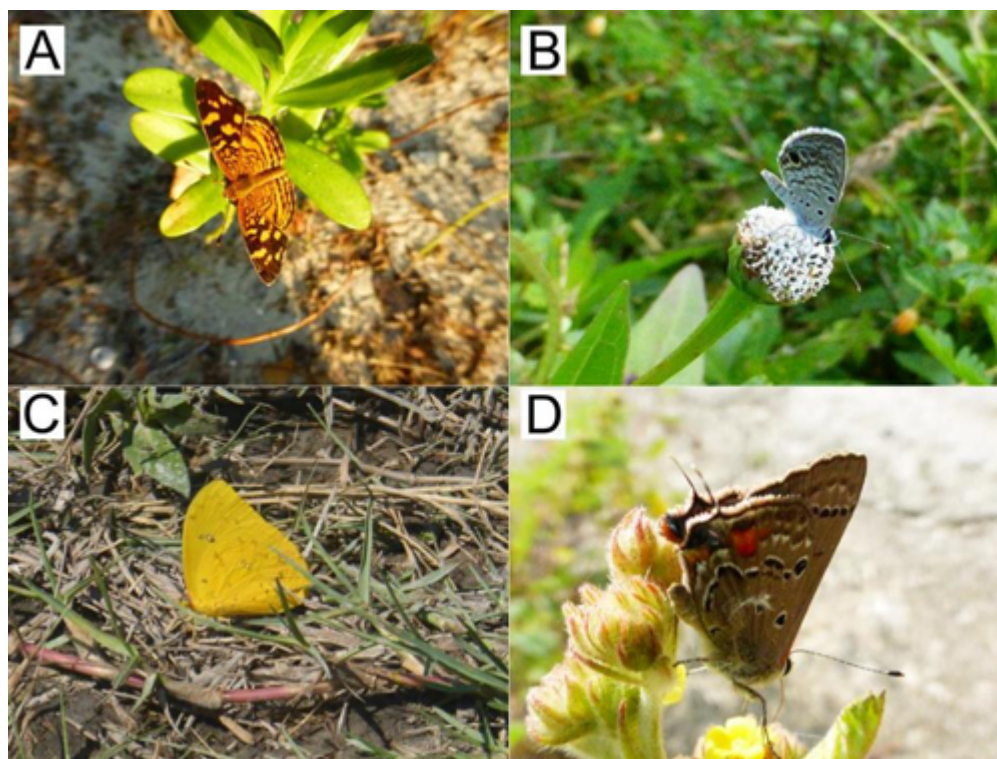


FIGURA 2. Mariposas del Dique Sur. *Anthanassa frisia* (A). *Hemiargus ceraunus*. (B). *Phoebis philea* (C). *Strymon limenia* (D).

FIGURE 2. Butterflies of the South Dam.

TABLA 1. Estimadores de riqueza de especies. CV: coeficiente de variación de las especies menos frecuentes.

TABLE 1. Species richness estimators. CV: coefficient of variation of the less frequent species.

Estimadores	Mariposas	Libélulas
CV	0,558	0,321
Chao2-bc	46,0	25,8
ICE	48,5	25,0

representatividad general de la riqueza de especies local equivalió a 21,7 % del total de especies de Cuba (Tabla 2).

El llenado de matriz o conectancia espacial en las mariposas representó 47,2 % de todos los vínculos posibles (116 observados de 246 posibles) entre especies y sitios. Los sitios del humedal con mayor riqueza de especies (≥ 19) fueron el tramo del Dique asociado a Playa Majana y la vía hacia Playa Mayabeque, y los de menor riqueza fueron los tramos asociados a Playa Cajío y Playa Guanímar. Las especies de mariposas presentes en todos los sitios fueron *Anartia jatrophae*, *Ascia monuste*, *Junonia neildi* y *Phoebis sennae*. Otras especies frecuentes fueron *Calisto herophile* y *Dryas iulia*. La mayor riqueza de especies se observó en la familia Hesperiidae, seguida por Nymphalidae y Pieridae. Con relación al total de especies por familias a nivel nacional, la familia mejor representada en el paisaje fue Pieridae, seguida por Hesperiidae, Lycaenidae y Nymphalidae (Tabla 3).

En las libélulas, 17 especies (Fig. 3A-D) pertenecieron al suborden Anisoptera y tres al suborden Zygoptera. No se observaron especies endémicas. La representatividad general de la riqueza de especies equivalió a 22,7 % del total de especies de Cuba, con 27,4 % de representatividad de Anisoptera y 11,5 % de Zygoptera. El llenado de matriz o conectancia espacial representó 35 % de todos los vínculos posibles (42 observados de 120 posibles) entre especies y sitios. Los sitios con mayor riqueza de especies (≥ 10) fueron los tramos asociados a Playa Majana y Playa Guanímar, y con la menor riqueza fueron los tramos asociados a Surgidero de Batabanó y la vía hacia Playa Mayabeque. La especie más frecuente (4 sitios) fue *Pantala flavescens* (Tabla 4).

La disimilitud global de la composición de especies entre sitios fue elevada y muy semejante en ambos grupos de insectos, al representar una cifra que superó la mitad de la composición de especies de sus respectivos ensamblajes. Entre las mariposas, el componente que más contribuyó a la disimilitud fue el de reemplazo de especies, con 65 % de importancia relativa. Entre las libélulas, la importancia del reemplazo y de la diferencia de riqueza de especies entre sitios resultaron equivalentes, aunque prevaleció esta última, con importancia relativa de

54 %. La disimilitud promedio entre sitios en ambos grupos resultó elevada, pero la de libélulas exhibió un valor significativamente superior con relación a la de las mariposas (Tabla 5).

El ordenamiento espacial en mariposas mostró que la vía hacia Mayabeque fue la localidad con mayor conectividad, al estar asociada su composición de especies de manera más intensa con cuatro de los cinco sitios restantes. Los tramos del Dique asociados a Guanímar, Cajío y Surgidero fueron los menos conectados con el resto (Fig. 4). En las libélulas, el tramo del Dique asociado a Playa Majana resultó la localidad más conectada, con tres asociaciones más intensas, mientras que Embarcadero, la vía hacia Playa Mayabeque y el tramo del Dique asociado a Playa Cajío fueron las localidades menos conectadas con las demás (Fig. 5).

La distribución espacial de las mariposas mostró una configuración anidada significativa, en contraste con la de las libélulas, cuyo patrón espacial no difirió de una configuración aleatoria en la composición de especies entre sitios (Tabla 6).

DISCUSIÓN

Con relación al total de especies en Cuba, ambos grupos de insectos exhiben una proporción semejante de representatividad (22 %-23 %) en el paisaje. En la composición de especies de mariposas destaca la ausencia de representantes de Papilionidae, lo cual pudiera ser efecto del número de observaciones relativamente reducidas a través del área. Como tendencia general, otras localidades cubanas aún con menor extensión, exhiben valores semejantes o superiores de riqueza de especies; pero con mayor número de observaciones (Núñez y Barro, 2003; Fontenla, 1987, 2019a; Fontenla *et al.*, 2020). El endemismo específico y subespecífico desarrolla una tendencia similar, con nivel reducido en hábitats perturbados o abiertos. Dada la extensión del humedal estudiado, la riqueza real de especies del mismo podría sobrepasar incluso la calculada por los estimadores.

La representación superior de las familias Nymphalidae y Hesperiidae en diversas localidades y hábitats, no sólo es un patrón típico de Cuba (Fontenla, 1992), sino también del Neotrópico (Francini *et al.* 2011; Drewniak *et al.*, 2016). En otras

TABLA 2. Especies de mariposas por sitios. Majana (MAJ), Guanímar (GUA), Cajío (CAJ), Surgidero de Batabanó (SUB), Embarcadero (EMB), Mayabeque (MAY). Especie endémica (**), subespecie endémica (*). Supraíndice ⁿ indica pertenencia a núcleo de especies generalista. Ver texto.

TABLE 2. Butterfly species by sites. Majana (MAJ), Guanímar (GUA), Cajío (CAJ), Surgidero de Batabanó (SUR), Embarcadero (EMB), Mayabeque (MAY). (**), endemic species (*), endemic subspecies. Supra index ⁿ indicates belonging to core of generalist species. See text

Especies	MAJ	GUA	CAJ	SUR	EMB	MAY	Total
Hesperiidae							
<i>Asbolis capucinus</i>	1	0	0	0	1	0	2
<i>Telegonus anaphus anausis</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Burnsius oileusⁿ</i>	1	0	1	0	1	1	4
<i>Cecropterus dorantes santiagoⁿ</i>	1	0	0	0	1	1	3
<i>Choranthus radians</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Cymaenes tripunctusⁿ</i>	1	1	0	0	1	1	4
<i>Euphyes c. cornelius*</i>	1	1	0	0	0	0	2
<i>Euphyes s. singularis*</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hylephyla p. phylaeus</i>	1	0	0	1	0	0	2
<i>Lerodea e. eufala</i>	0	1	0	0	0	1	2
<i>Panoquina l. lucasⁿ</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Polites b. Baracoa</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Proteides mercurius sanantonio*</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Synapte m. malitiosa</i>	0	0	1	0	0	0	1
Lycaenidae							
<i>Hemiargus ceraunus filenus</i>	1	0	0	1	1	1	4
<i>Leptotes cassius theonusⁿ</i>	1	1	0	1	0	1	4
<i>Strymon istapa cybira</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Electrostrymon a. angelia</i>	1	0	0	0	0	0	1
Nymphalidae							
<i>Agraulis vanillae insularisⁿ</i>	1	0	0	0	1	1	3
<i>Anartia jatrophae guantanamoⁿ</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Anthanassa f. Frisia</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calisto herophile**ⁿ</i>	1	0	1	1	1	1	5
<i>Danaus gilippus bereniceⁿ</i>	0	0	1	1	1	1	4
<i>Dryas iulia nudeola*</i>	1	1	0	1	1	1	5
<i>Helichonius charitonia ramsdenⁿ</i>	1	1	0	1	1	1	5
<i>Historis o. odius</i>	0	1	0	1	0	0	2
<i>Junonia neildi</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Junonia zonalis</i>	1	0	0	0	0	1	2
<i>Phyciodes p. phaon</i>	1	0	0	1	0	1	3
<i>Siproeta stelenes biplagiataⁿ</i>	0	1	0	1	1	1	4
Pieridae							
<i>Abbaeis nicippeⁿ</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Anteos clorinde</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Phoebis neleis</i>	0	0	0	0	0	1	1
<i>Ascia monuste euboteaⁿ</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Eurema दौरa palmira</i>	1	0	0	1	1	1	4
<i>Phoebis argante minuscula*</i>	1	0	0	0	1	1	3
<i>Phoebis avellaneda**</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Phoebis p. philea</i>	0	0	0	1	0	1	2
<i>Phoebis p. sennaeⁿ</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Pyrisitia d. dina*</i>	0	0	1	0	1	0	2
<i>Pyrisitia n. nise</i>	1	0	1	1	1	1	5
Total	26	13	15	20	19	23	116

TABLA 3. Proporción (%) de especies de mariposas observadas por familia en el campo y proporción respecto al total de especies de cada familia en Cuba.

TABLE 3. Proportion (%) of species by family observed in the field and proportion with respect to the total of species by family in Cuba.

Familias	Observadas	% Observada	Total Cuba	% Total
Hesperiidae	14	34,2	55	25,5
Lycaenidae	4	9,8	19	21,1
Nymphalidae	12	29,2	74	16,2
Pieridae	11	26,8	35	31,4

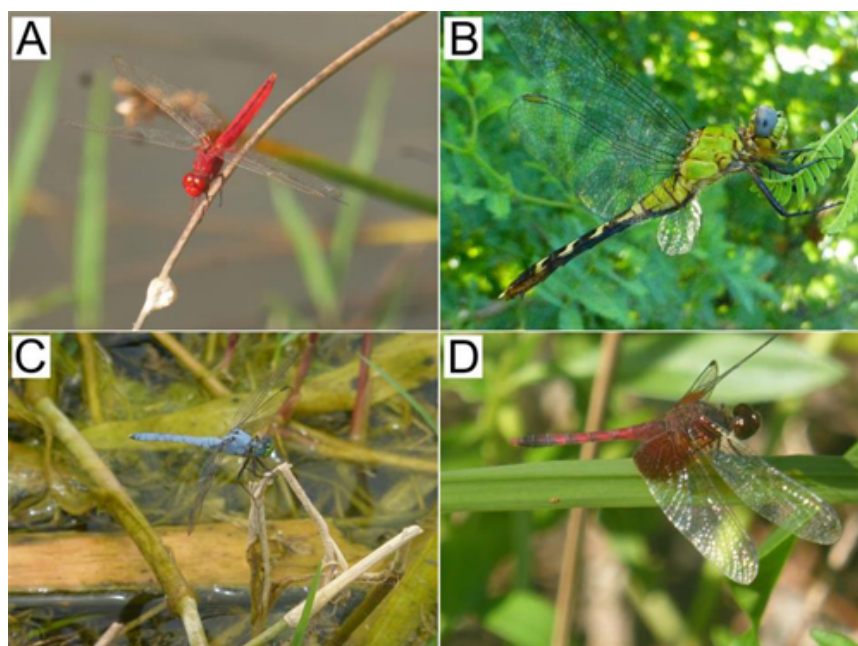


FIGURA 3. Libélulas del Dique Sur. *Crocothemis servilia* (A). *Erythemis simplicicollis* hembra(B). *Erythemis simplicicollis* macho (C). *Erythrodiplax fervida* (D).

FIGURE 3. Dragonflies of the South Dam. *Crocothemis servilia* (A). *Erythemis simplicicollis* hembra(B). *Erythemis simplicicollis* macho (C). *Erythrodiplax fervida* (D).

localidades costeras o de hábitats abiertos se observa un patrón semejante al presente, con mayor representatividad de Pieridae en cuanto a riqueza de especies o abundancia de individuos (Fontenla 1992; Azor y Barro, 2011; Fontenla, 2019a). La familia Pieridae está compuesta, en su mayoría, por especies heliofílicas (Emmell y Austin, 1990), cualidad que explica su riqueza y abundancia en ambientes expuestos a radiación solar intensa.

Existe una relación general entre la distribución espacial y abundancia de las especies en diferentes grupos de plantas y animales. Las llamadas especies *núcleos* resultan comunes y bien distribuidas a escala local y regional, mientras que las especies *satélites* son poco comunes y menos distribuidas en ambas escalas (Hanski, 1982; Livinstong y Philpott, 2010). Ulrich y Zalewski (2006) enfatizan que tal división no constituye un sesgo de muestreo, sino que refleja, realmente, diferentes estrategias de vida.

Con independencia de esta clasificación, Fontenla (1992) llama la atención sobre un núcleo de 17 especies de mariposas generalistas de hábitats en diferentes localidades de Cuba, incluida zonas de montañas (Núñez, 2012). En el Dique Sur se observan 15 especies pertenecientes a este grupo, las cuales integran la mayoría de las especies más distribuidas a través del paisaje (5-6 sitios). Estas especies representan más de la cuarta parte del total de especies observadas (27 %). De manera cualitativa, es posible señalar que *Anartia jatrophae*, *Ascia monuste* y *Phoebis sennae*, miembros del grupo mencionado, son las especies más abundantes a través del paisaje. Como especies interesantes por su relativa rareza global es posible señalar *Phoebis neleis*, *Historis odius*, *Phoebis avellaneda*, *Phoebis philea* y *Proteides mercurius*.

TABLA 4. Especies de libélulas por sitios. Majana (MAJ), Guanímar (GUA), Cajío (CAJ), Surgidero de Batabanó (SUR), Embarcadero (EMB), Mayabeque (MAY).

TABLE 4. Dragonfly and damselfly species by sites. Majana (MAJ), Guanímar (GUA), Cajío (CAJ), Surgidero de Batabanó (SUR), Embarcadero (EMB), Mayabeque (MAY).

Especies	MAJ	GUA	CAJ	SUR	EMB	MAY	Total
Anisoptera							
<i>Anax junius</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Brachymesia hervida</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Crocothemis servilia</i>	1	1	0	0	1	0	3
<i>Erythemis plebeja</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Erythemis simplicicollis</i>	1	1	1	0	0	0	3
<i>Erythemis vesiculosa</i>	1	1	0	0	1	0	3
<i>Erythrodiplax Berenice</i>	0	1	1	0	1	0	3
<i>Erythrodiplax férvida</i>	1	0	0	0	0	1	2
<i>Erythrodiplax justiniana</i>	0	0	1	0	0	0	1
<i>Erythrodiplax umbrata</i>	1	0	1	0	0	0	2
<i>Miathyria marcella</i>	1	1	1	0	0	0	3
<i>Orthemis discolor</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Orthemis ferruginea</i>	1	0	0	1	0	1	3
<i>Pantala flavescens</i>	1	1	1	1	0	0	4
<i>Perithemis domitia</i>	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tauriphila argo</i>	0	1	0	0	0	0	1
<i>Tholymis citrina</i>	0	1	0	0	0	0	1
Zygoptera							
<i>Ishnura ramburii</i>	1	1	0	0	0	1	3
<i>Ishnura hastata</i>	1	1	0	0	1	0	3
<i>Leptobasis vacillans</i>	1	0	0	0	0	0	1
Total	14	10	7	2	6	3	42

TABLA 5. Disimilitud beta (%) entre el total de sitios. Beta total (β_{to}), componente de reemplazo (β_{re}), componente de diferencia de riqueza de especies (β_{ri}), importancia relativa de β_{re} (IR_{re}), importancia relativa de β_{ri} (IR_{ri}), Beta promedio entre pares de sitios (β_p). Límites de confianza entre paréntesis.TABLE 5. Beta dissimilarity (%) among the total of sites. Total beta (β_{to}), replace component (β_{re}), difference of species richness component (β_{ri}), relative importance of β_{re} (IR_{re}), relative importance of β_{ri} (IR_{ri}), mean beta between sites pairs. (β_p). Confidence limits between parentheses.

	Mariposas	Libélulas
β_{to}	55,3	52,7
β_{re}	35,8	24,1
β_{ri}	19,5	28,6
IR_{re}	64,7	45,7
IR_{ri}	35,2	54,3
β_p	60,2 (52,8-67,5)	83,6 (77,7-89,7)

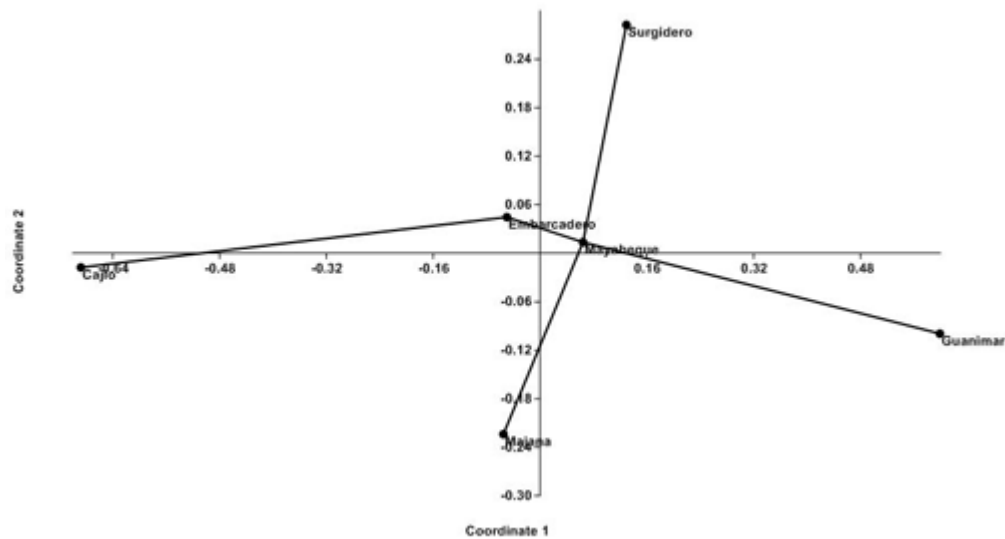


FIGURA 3. Ordenamiento espacial de mariposas entre sitios. Estrés= 0,0. $R^2=81,2$. Línea entre sitios representa árbol de tendido mínimo.

FIGURE 3. Spatial ordering of butterflies among sites. Stress= 0,0. $R^2=81,2$. Line among sites depicts minimum spanning tree.

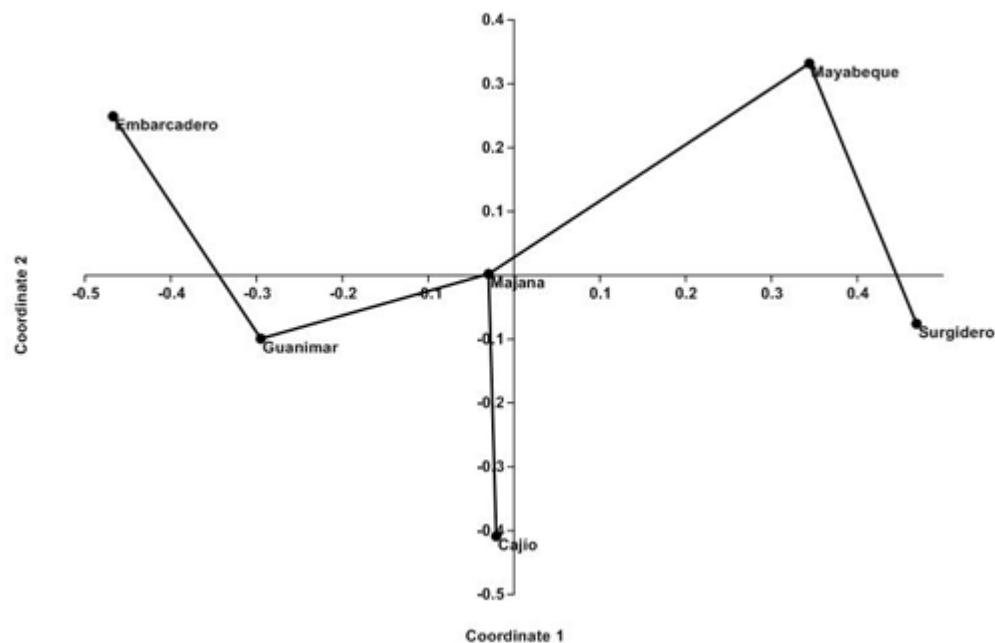


FIGURA 4. Ordenamiento espacial de libélulas entre sitios. Estrés= 0,07. $R^2=61,9$. Línea entre sitios representa árbol de tendido mínimo.

FIGURE 4. Spatial ordering of dragonflies among sites. Stress= 0,07. $R^2=61,9$. Line among sites depicts minimum spanning tree.

Según la extensión del paisaje estudiado y su disponibilidad de hábitats, potencialmente adecuados en apariencia, es factible considerar también de relativamente baja la riqueza observada de especies de libélulas. En otros estudios locales de Cuba se han detectado hasta 31 especies de este grupo (Trapero-Quintana y Reyes-Tur, 2010). La riqueza y abundancia de odonatos se asocia con la

presencia de cuerpos de agua, bajo nivel de perturbación de origen antrópico, cobertura de sombra, plantas acuáticas y grado de contaminación reducido (Saha y Gaikwad, 2014). Sobre esta base, la riqueza real de especies del grupo a través del humedal podría sobrepasar también la cifra precisada por los estimadores. No obstante, las libélulas no son escasas a nivel de individuos. Por

TABLA 6. Valores observados (obs) y promedio simulados (sim) del índice NODF, efecto de tamaño estandarizado (SES), probabilidad de error de rechazar la hipótesis nula de no anidamiento (PH_0).

TABLE 6. Observed values (obs) y simulated averages (sim) of NODF index, size standarsized effect (SES), error probability of reject the null hypothesis of no nestedness (PH_0).

		Mariposas	Libélulas
NODF	(obs)	57,0	45,4
NODF	(psim)	59,2	45,2
SES		-3,4	0,20
P	(H_0)	0,0050	0,479

ejemplo, en algunos de los espacios visitados se observaron grandes concentraciones de individuos en vuelo y coexistentes de las especies *Miathyria marcella* y *Pantala flavescens*.

En sentido general, la mayoría de las especies de libélulas avistadas son también comunes en otras áreas (Fontenla, 2019b). Entre las especies observadas, frecuentes tanto en el humedal como en otras localidades de Cuba, es posible mencionar *Crocothemis servilia*, *Erythrodiplax umbrata*, *Erythemis vesiculosa*, *Ishnura ramburii* y *Orthemis ferruginea*. Como especies interesantes se destacan *Erythrodiplax berenice*, especialista de zonas costeras y manglares; *Pantala flavescens*, especie con gran capacidad colonizadora, capaz de prosperar en hábitats extremos (Potapov et al., 2020) y *Leptobasis vacillans*, poco común.

Las redes bipartitas mutualistas planta-animal muestran valores de conectancia entre 0.11 y 0.18, considerados bajos y moderados, respectivamente (Landi et al., 2018). El significado del llenado de matriz o conectancia en asociaciones espaciales o temporales resulta una perspectiva poco abordada. En un estudio de relación especies/meses en ensamblajes de mariposas, Fontenla (2019a) observa conectancia temporal (24 meses) de 46 % para un bosque urbano y de 48 % para un hábitat costero antropizado, mientras que Fontenla et al. (2020) consignan conectancia espacial de 43% para un conjunto de 11 sitios de Playas del Este, La Habana. El valor de conectancia especies/sitios del presente estudio (47 %) resulta equivalente a los mencionados, ya sea dicha conectancia temporal o espacial.

El posible significado de estos valores necesita aún más estudios, al considerar las diferencias en la compilación de información. Por otra parte, se debe considerar que la conectancia es un valor que se observa en el transcurso de un estudio. No es posible conocer para el observador todas las incidencias reales o posibles de un grupo de organismos en un sistema espacial en un lapso dado (Jordano, 2016). Lo anterior significa la posibilidad de que los valores determinados de conectancia espacial pudieran ser algo inferiores a los reales del paisaje.

Con relación a las libélulas, no existen fuentes de comparación en cuanto a conectancia espacial. La inferencia obvia es que, en este paisaje, las especies de libélulas, con 35% de conectancia, exhiben una distribución más dispersa entre sitios que las mariposas. El tamaño de la matriz de las libélulas (especies + sitios) es 26 y el de las mariposas es 47. Como relación general, las matrices más grandes tienden a presentar conectancia menor (Delmas et al., 2018), al menos en las redes de insectos/plantas, lo cual contrasta con los resultados aquí obtenidos en las relaciones insectos/sitios.

Entre las mariposas, todos los pares de sitios compartieron especies, pero entre las libélulas algunos pares de sitios mostraron disimilitud total, según se observa entre Cajío-Mayabeque, Surgidero-Embarcadero y Embarcadero-Mayabeque. La mayor disimilitud promedio de la composición de especies entre pares de sitios en libélulas está relacionada con la menor conectancia de las especies entre sitios. Cada especie de libélula ocupó una proporción promedio de sólo 35 % de los sitios, mientras que entre las mariposas la proporción promedio de sitios ocupados por especie fue 47 %, lo cual señala un patrón espacial de menor concentración entre las especies de libélulas.

La distribución anidada es un patrón espacial común en sitios homogéneos ecológicamente (Ulrich et al., 2017), coincidente en términos generales con el paisaje estudiado, donde predominan, sobre todo, bosques de mangles y herbazales de Ciénaga, junto con numerosos elementos florísticos sinantrópicos (Menéndez et al., 2006). El anidamiento se asocia también de manera positiva con la estabilidad, persistencia y robustez del sistema (Ings y Hawes, 2018; Dehling, 2018), al incrementar las posibilidades de supervivencia global de las especies, al coexistir las más raras o menos distribuidas con las más abundantes y distribuidas (Song et al., 2017).

La ausencia de un patrón anidado en las libélulas pudiera ser un reflejo de la inexistencia de un núcleo definido de especies distribuidas en la mayoría de los sitios, como sí ocurre entre las mariposas. De este último grupo, se observaron ocho especies (20 % del

total) en la mayoría de los sitios (5-6 sitios), 75 % de las cuales pertenecen al núcleo generalista mencionado. Por otro lado, ninguna especie de libélula se observó en una cantidad equivalente de sitios. Sólo una especie (5.0% del total), *Pantala flavescens*, se observó en un máximo de cuatro sitios. El resto de las especies más distribuidas se distribuyen en sólo 50 % de los mismos.

Agradecimientos. A la dirección del Proyecto “Manglar Vivo” del Instituto de Ecología y Sistemática por el soporte logístico para el trabajo de campo en todas las áreas del estudio.

REFERENCIAS

- Azor, L. y A. Barro. 2011. Composición y estructura de las comunidades de mariposas (Orden Lepidoptera) en la Habana y su relación con el grado de urbanización. *Carta Cuba. Boletín de la Sociedad Cubana de Zoología* 3: 10.
- Borhidi, A. 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akademiai Kiadó, Budapest. 923p.
- Carvalho J., P. Cardoso, P. Borges, D. Schmera, J. Podani. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.
- Chao A. y T.J. Shen. 2009. Program Spade (Species Prediction and Diversity Estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwareCE.html>. Html.
- Chen, Y. y D. Schmera. 2015. Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *Proceeding of the National Academy of Science, USA* 112: E7161.
- Dehling, D. M. 2018. The structure of ecological networks. W. Dattilo, V. Rico-Gray (Eds). En: *Ecological networks in the tropics*. DOI: [org/10.1007/978-3-319-68228-0-3](https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0-3).
- Delmas, E., M. Besson, M-H Brice, L. Burkle, G.V. Dalla-Riva, M-J Fortin, D. Gravel, P. Guimarães, D. Hembry, E. Newman, J.M. Olesen, M. Pires, J.D. Yeakel y T. Poisot. 2018. Analyzing ecological networks of species interactions. *Biological Review* DOI: [10.1101/112540](https://doi.org/10.1101/112540).
- Drewniak, M E., A. I. Zapata, H.M. Beccacece y F. Ficetti. 2016. Mariposas diurnas de la Reserva Natural Urbana General San Martín, Córdoba, Argentina (Lepidoptera: Papilionoidea). *SHILAP: Revista de Lepidopterología* 44: 287-298.
- Emmell, T.C. y G.T. Austin. 1990. The tropical rain forest butterfly fauna of Rodonia, Brasil: species diversity and conservation. *Tropical Lepidoptera* 1: 1-12.
- Ensing, D.J. y J. Pither. 2015. A novel multiple-site extensión to pairwise partitioned taxonomic beta diversity. *Ecological Complexity* 21: 62-69.
- Fontenla, J.L. 1987. Aspectos comparativos estructurales de tres comunidades de mariposas (Lepidoptera, Rhopalocera) en Cuba. *Poeyana* 337: 1-20.
- Fontenla, J. L. 1992. Biogeografía ecológica de las mariposas diurnas cubanas. Patrones generales. *Poeyana* 427: 1-30.
- Fontenla, Y. 2019a. Composición, estructura espacio-temporal y funcional de ensamblajes de mariposas en fragmentos ecológicos embebidos en matrices urbanas. [Inédito] Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad de La Habana. 77 pp.
- Fontenla, J.L. 2019b. Libélulas (Insecta: Odonata) de Playas del Este, La Habana, Cuba. *Poeyana* 509: 1-7.
- Fontenla, J.L., Y. Fontenla y C. Mancina. 2020. Composición y modularidad de los ensamblajes de mariposas de Playa del Este, La Habana, Cuba. *Poeyana* 511: 1-16.
- Francini, R.B., M. Duarte, O. Hermann, H. Mielke, A. Caldas y A.V. Lucci. 2011. Butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea) of the “Baixada Santista” region, coastal São Paulo, southeastern Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 5: 55-68.
- Goertzen, D. y F. Suhling. 2018. Urbanization versus other land use: Diverging effects on dragonfly communities in Germany. *Diversity and Distributions* Doi: [org/10.1111/ddi.12820](https://doi.org/10.1111/ddi.12820).
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4: 1-9.
- Hanski, I. 1982. Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. *Annal Zoologica Fennici* 19: 65-73.
- Ings T.C y J.E. Hawes. 2018. The history of ecological networks. Pp. 15-28. En: *Ecological networks in the tropics: An integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on Earth* (W. Dattilo y V. Rico-Gray, Eds). Springer International Publishing. 219 pp.
- Jordano, P. 2016. Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology* 30: 1883-1893.
- Landi, P., H.O. Minoarivelo, A. Brännstrom, C. Hui y U. Dieckmann. 2018. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology* 60: 319-345.
- Lee C., J.W. Park, T-S kwon y S.K. Lee. 2015. Diversity and density of butterfly communities in urban green areas: an analytical approach using GIS. *Zoological Studies* 54: 4-10.

- Lim-Franco y A. Trapero-Quintana. 2020. Diversidad y patrón de emergencia de libélulas en un hábitat léntico del Jardín Botánico Nacional de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 41: 119-130.
- Livingston, G.F. y S.M. Philpott. 2010. A metacommunity approach to co-occurrence patterns and the core-satellite hypothesis in a community of tropical arboreal ants. *Ecological Research* DOI [10.1007/s11284-010-0738-7](https://doi.org/10.1007/s11284-010-0738-7).
- Mancina, C., R. Núñez Águila y B. Neyra. 2020. Mariposas de Cuba. Guía de campo. IES. Editorial AMA, La Habana. 237 pp.
- Menéndez, L., J. M. Guzmán y N. Ricardo. 2006. Vegetación de manglar en la franja costera del sur de La Habana. Principales afectaciones debido a la construcción de un dique. Pp 208-216. En: *Ecosistema de manglar en el Archipiélago Cubano. Estudios y experiencias enfocados a su gestión*. (L. Menéndez y J. M. Guzmán, Eds.) Editorial Academia La Habana.
- Núñez, R. 2012. The butterflies of Turquino National Park, Sierra Maestra, Cuba (Lepidoptera, Papilionoidea). *Arxius de Miscelania Zoologica* 10: 29-49.
- Núñez, R y A. Barro. 2003. Composición y estructura de dos comunidades de mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea) en Boca de Canasi, La Habana, Cuba. *Revista de Biología* 17: 8-21.
- Potapov, G.S., Y.S. Kolosova, M.Y. Gofarov y I.N. Bolotov. 2020. Dragonflies and damselflies (Odonata) from Flores Island, Lesser Sunda Archipelago: New occurrences in extreme environments and an island-level checklist of this group. *Ecologica Montenegrina* 35: 5-25.
- Ricardo, N., P.P. Herrera, F. Cejas, J.A. Bastart y T. Regalado 2009. Tipos y características de las formaciones vegetales de Cuba. *Acta Botánica Cubana* 203: 1-42.
- Saha, P.D. y S.M. Gaikwad. 2014. Diversity and abundance of Odonata in parks and garden of Pune city. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 2: 308- 316.
- Sharma, M. y N. Sharma. 2017. Suitability of butterflies as indicators of ecosystem condition: a comparison of butterfly diversity across four habitats in Gir Wildlife Sanctuary. *International Journal of Advanced Research in Biological Sciences* 4: 43-53.
- Song, C., R.P. Rohr y S. Saavedra. 2017. Why are some plant-pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology*, DOI: [10.1111/1365-2656.12749](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12749).
- Trapero-Quintana, A. y B. Reyes-Tur. 2010. Patrones de emergencia de Odonata en las Cuabas, Santiago de Cuba. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 46: 273-280.
- Trapero-Quintana, A., Y. Torres y A. Martínez. 2018. Las libélulas de Cuba: una actualización taxonómica 10 años después. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 6: 1-8.
- Trivellini, G., C. Polidori, C. Pasquaretta, S. Orsenigo y G. Rogliani. 2016. Nestedness of habitat specialists within habitat generalists in a butterfly assemblage. *Insect Conservation and Diversity* DOI: [10.1111/icad.12193](https://doi.org/10.1111/icad.12193)
- Ulrich, W. 2010. NODF- a FORTRAN program for nestedness analysis Version 1.0 Werner Ulrich Nicolaus Copernicus University in Torun. Department of Animal Ecology Gagarina 9, 87-100 Torun; Poland e-mail: ulrichw@umk.pl. Fecha de actualización: 23/03/2010.
- Ulrich, W. y M. Zalewski. 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114: 338-348.
- Ulrich, W. y M. Almeida-Neto. 2012. On the meaning of nestedness: back to the basis. *Ecography* 35: 1-7.
- Ulrich, W., W. Kryszewski, P. Sewerniak, R. Puchalka y N.J. Gotelli. 2017. A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. *Oikos* 126: 1607-1616.
- Uniyal, A., C. Prakash, V. Upadhyay y B. Nautiyal. 2019. Diversity of Odonata in the region of Doon Valley, Uttarakhand. *International Journal of Entomology Research* 4: 5-8.
- Villalobos-Jiménez, G.A. M. Dunn y C. Hassall. 2016. Dragonflies and damselflies (Odonata) in urban ecosystems: A review. *European Journal of Entomology* 113: 217-232.
- Wang, W.L., D.O. Suman, H.G. Zhang, Z.B. Xu, F.Z. Ma y S.J. Hu. 2020. *Insects* 11: 661; doi:[10.3390/insects11100661](https://doi.org/10.3390/insects11100661)