

Dinámica estacional de invertebrados en un matorral seco tropical a lo largo de un gradiente altitudinal

A. Castro^{1,2,*}, C. I. Espinosa¹

(1) Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto s/n, 1101608, Loja, Ecuador.

(2) Departamento de Entomología, Sociedad de Ciencias Aranzadi, Alto de Zorroaga s/n, Donostia-San Sebastián, Gipuzkoa, España.

* Autor de correspondencia: A. Castro [albertovski1984@gmail.com]

> Recibido el 20 de abril de 2016 - Aceptado el 04 de julio de 2016

Castro, A., Espinosa, C.I. 2016. Dinámica estacional de invertebrados en un matorral seco tropical a lo largo de un gradiente altitudinal. *Ecosistemas* 25(2): 35-45. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.05

Determinar la dinámica estacional de los seres vivos y su relación con variables climáticas a lo largo de gradientes ambientales resulta necesario para entender los posibles efectos del cambio climático y contribuir a conservar los ecosistemas tropicales estacionalmente secos. En un matorral seco tropical se completó un ciclo anual de muestreo con trampas de interceptación en seis parcelas localizadas a distintas altitudes para comprobar la existencia de: 1) relaciones de variaciones estacionales entre humedad y oscilaciones diarias de temperatura y humedad con el número y abundancia de taxa, 2) concordancia entre los patrones de distribución temporal de las comunidades a distintas altitudes, 3) diferentes amplitudes en los periodos de abundancia de las comunidades según la altitud y 4) influencia de la altitud en las relaciones expuestas en el objetivo 1). De manera consistente en todas las altitudes, el número de taxa se correlacionó negativamente con la humedad relativa y positivamente con las diferencias termohigrométricas diarias. La abundancia se correlacionó negativamente con la humedad en dos parcelas. Las correlaciones de abundancia de taxa con la humedad fueron negativas, salvo para Díptera. Las correlaciones con las fluctuaciones termohigrométricas diarias fueron de diferente signo. Salvo para Escorpiones, Pseudoscorpiones, Acariformes y Psocoptera, estas relaciones fueron consistentes en todas las altitudes. La amplitud de los periodos de abundancia no varió con la altitud pero la distribución temporal de las abundancias no fue concordante entre todas las parcelas. Por consiguiente, las diferencias en las dinámicas estacionales no fueron debidas a variaciones climáticas ligadas a la altitud.

Palabras clave: artrópodos; Ecuador; estacionalidad; humedad; temperatura

Castro, A., Espinosa, C.I. 2016. Seasonal dynamics of invertebrates along an altitudinal gradient in a tropical dry scrub. *Ecosistemas* 25(2): 35-45. Doi.: 10.7818/ECOS.2016.25-2.05

The knowledge of seasonal dynamics of living organisms and their relationships with climatic variables in environmental gradients is needed to understand the possible effects of climate change and contribute to preserve seasonally dry tropical ecosystems. A whole year sampling was carried out with pitfall traps set up in six plots located at different altitudes in a tropical dry scrub to determine whether there were 1) relations among seasonal changes of humidity and daily ranges of temperature and humidity with shifts in number and abundance of taxa, 2) concordance among temporal distribution patterns of communities at different altitudes, 3) influence of altitude on the lengths of periods of abundance of the communities and, 4) influence of altitude on the relationships mentioned in the first goal. Number of taxa correlated negatively with relative humidity and positively with daily thermohygrometric ranges. These correlations were consistent at all altitudes. Abundance only correlated, and negatively, with humidity at two altitudes. With the exception of Díptera, all the correlations of abundance of taxa with humidity were negative. Correlations with daily ranges of temperature and humidity were of different sign. With the exception of Escorpiones, Pseudoscorpiones, Acariformes y Psocoptera all these correlations were consistent at all elevations. The length of periods of abundance did not change with altitude. The temporal distribution of abundances was not concordant among plots. Hence, the results did not give clear proof of climatic variations linked to altitude as responsible of these observed differences in concordance.

Key words: arthropods; Ecuador; humidity; seasonality; temperature

Introducción

Las respuestas de los organismos a variables climáticas a lo largo de gradientes ambientales se ha utilizado para predecir las posibles consecuencias del cambio climático y de las actividades humanas en los ecosistemas naturales (Crimmins et al. 2011; Denny et al. 2014). Uno de los organismos que responden más rápidamente a cambios ambientales son los invertebrados, por lo que se han empleado frecuentemente como indicadores (Prather et al. 2013). En el Trópico se prevé que las modificaciones climáticas ocurran antes que en otras regiones del planeta (Mora et al. 2013), siendo prioritario entender las posibles consecuencias sobre la dinámica estacional de grupos de los invertebrados. Además, el rápido calentamiento del planeta ha sido argumentado como uno de

los principales motores de la acelerada extinción de especies (Thomas et al. 2004; Stork, 2010).

La información sobre la dinámica estacional de los invertebrados en los matorrales secos neotropicales es escasa. Los pocos estudios disponibles indican que en ecosistemas neotropicales sometidos a una marcada estacionalidad de lluvias, la máxima actividad de la mayoría de taxa de insectos tiene lugar durante la época lluviosa (Valadão et al. 2010; Liberal et al. 2011; Silva et al. 2011; Nobre et al. 2012; Checa et al. 2014; Castro y Espinosa 2015), aunque algunos grupos muestren dinámicas sin patrones claros (Wolda 1988; Pinheiro et al. 2002). Por otro lado, se ha observado que las oscilaciones termohigrométricas diarias varían estacionalmente y se correlacionan positivamente con la actividad de mariposas (Checa et al. 2014).

Existe una limitada información sobre la dinámica estacional de los invertebrados en gradientes altitudinales de zonas tropicales. Las únicas comparaciones existentes se refieren a ecosistemas tropicales con periodos de lluvia de distinta duración, pero de temperatura prácticamente constante a lo largo del año. Estos trabajos muestran que el principal factor influyente es la precipitación (McCain y Grytnes 2010) y que la actividad de insectos se concentra en la época húmeda, alargándose en los lugares con periodos secos más cortos (Wolda 1981). De esta manera, en los trópicos se esperarían periodos de abundancia de invertebrados más largos en las altitudes más lluviosas.

El matorral seco estudiado ocupa una extensión continua entre 1100-2100 m de altitud y se encuentra en un buen estado de conservación en la región sur (Espinosa et al. 2014). En rangos altitudinales entre 450-600 m, el matorral presenta un gradiente ambiental consistente en una disminución de la temperatura y un aumento de la precipitación y la cobertura vegetal con un aumento de la altitud (Espinosa et al. 2014; Domínguez et al. 2015). Por consiguiente, este matorral se presenta como modelo para comprobar si las dinámicas estacionales de los invertebrados y sus relaciones con oscilaciones termohigrométricas cambian a lo largo de un gradiente altitudinal.

Con estos antecedentes, el presente trabajo tiene como objetivos: 1) determinar si las variaciones estacionales de humedad y de rangos diarios de temperatura y humedad se relacionan con los cambios estacionales de la riqueza taxonómica y abundancia de los diferentes taxa, y 2) si esta relación es dependiente de la altitud. Además nos interesa 3) comprobar si los patrones de abundancia temporal de las comunidades se modifican con la altitud y entre taxa.

Material y Métodos

Área de estudio

La investigación se desarrolló en un valle interandino en el área denominada Alamala, situada en el cantón Catamayo, en la provincia de Loja, al sur de Ecuador (Fig. 1). El territorio está cubierto de forma casi continua de un matorral seco tropical con predominio del género *Croton* (Espinosa et al. 2014). El matorral limita con cultivos de tomate y maíz. Según los datos de la estación meteorológica más cercana en La Toma-Catamayo a 1238 m (Maldonado, 2002; Oñate-Valdivieso et al. 2008), la temperatura media varía entre los 23.8 °C (febrero) y los 24.4 °C (septiembre y noviembre). La precipitación media anual oscila entre los 350-400 mm y se concentra principalmente en los meses de febrero-abril (precipitación > 2 x temperatura). Los suelos, franco-arcillosos, presentan alta pedregosidad, pH cercano a la neutralidad y buen drenaje (Centro de Levantamientos Integrados de Recursos Naturales por Sensores Remotos, 2011). Con posterioridad al año 2012 se observa ganado en la zona.

Diseño y técnicas de muestreo

Se aplicó un diseño de muestreo sistemático a lo largo de un gradiente ambiental (Hayek y Buzas 2010) definido por la variación altitudinal (Espinosa et al. 2014; Domínguez et al. 2015). Se establecieron 6 parcelas de muestreo con una separación de alrededor de 100 m de altitud entre parcelas consecutivas, comenzando en la zona más cercana al fondo del valle y totalizando un desnivel aproximado de 500 m (Fig. 1 y Tabla 1). Todas las parcelas tuvieron una orientación sur-sureste para evitar factores de confusión relacionados con la exposición, no medidos en el estudio.

En cada parcela se montaron 9 trampas embudo de interceptación (Lange et al. 2011. Ø max. = 80 mm, Ø min. = 21 mm) para capturar invertebrados epigeos. Las trampas fueron dispuestas en una malla de 30 x 30 m (Fig. 1). Cada trampa se rellenó con propilenglicol como fluido conservante resistente a la sequedad (Aristophanous 2010) y dispuso de un tejadillo para evitar su anegado por lluvia. El muestreo abarcó un ciclo anual completo (2013-2014), activándose las trampas en 12 periodos: 14/XI-12/XII, 12/XII-8/I, 23/I-7/II, 21/II-7/III, 27/III-10/IV, 23/IV-7/V, 22/V-6/VI, 26/VI-10/VII,

25/VII-10/VIII, 28/VIII-11/IX, 25/IX-8/X y 22/X-5/XI. Los invertebrados fueron identificados a nivel de orden, con excepción de las larvas de insectos, que se incluyeron en un único grupo faunístico y los Hymenoptera, que se subdividieron en tres grupos por sus diferencias biológicas aparentes: Hymenoptera (voladores), Hymenoptera áptera (sin alas y no sociales) y Formicidae (hormigas). Los invertebrados se conservaron en etanol al 96 % y se almacenaron en la Colección de Insectos del Sur de Ecuador (CISEC) de la Universidad Técnica Particular de Loja.

Los valores de datos meteorológicos correspondieron a los intervalos de fechas de muestreo de invertebrados. Para registrar las variables meteorológicas se colocaron cerca del centro de cada parcela un termohigrómetro (Lascar Electronics, Inc.) con el sensor situado a 5 cm sobre el suelo (a la sombra de matorral y bajo un plato de poliestireno de Ø = 25 cm) leyendo temperaturas y humedades relativas del aire cada 6 horas (6:00, 12:00, 18:00 y 0:00 h).

Se estimó la cobertura de la vegetación en cada parcela para confirmar su variación con la altitud. Asimismo, se estimó la pendiente por su posible valor en la interpretación de los resultados. Ambas variables se midieron alrededor de cada trampa. La pendiente fue la correspondiente a la máxima inclinación de una línea de 1.5 m de longitud alrededor de la trampa. Dos varas de la misma altura y portadoras de niveles se dispusieron verticalmente y se conectaron con una tercera vara horizontal sobre la que se colocó un transportador con plomada para obtener el valor de la pendiente, que se transformó a porcentaje. La cobertura de la vegetación se estimó en un marco de 1.5 x 1.5 m alrededor de la trampa y asignando una de las siguientes categorías como índice de suelo ensombrecido por follaje de vegetación leñosa: 0: 0%, 1: 1 a 25%, 2: 26 a 50%, 3: 51-75%, 4: 76-99%, 5: 100%. Esta medición se realizó en el periodo de máximo follaje (10/IV/2014).

Tratamiento de los datos

Para cada parcela y periodo de muestreo se obtuvieron el promedio y el rango de la temperatura (T: promedio, DTE : rango) y humedad (HR: promedio, DHE: rango), los promedios de los índices de cobertura de vegetación (IC) y pendientes (Pe) y la altitud (A). El promedio correspondió al valor medio de todos los registros tomados cada 6 horas durante el tiempo que estuvieron activas las trampas. El rango correspondió a los promedios de las diferencias diarias por periodo de muestreo. La humedad relativa del aire se consideró como un indicador de la precipitación, ya que para las mismas fechas de muestreo, los datos de lluvia de la estación meteorológica de la Toma-Catamayo (Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología <http://www.serviciometeorologico.gob.ec/clima/>) se correlacionaron significativamente con los datos de humedad de la parcela 1, localizada a una altitud similar.

Las diferencias entre parcelas de las variables meteorológicas (emparejadas por periodos de muestreo) se comprobaron mediante el test de Friedman (los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homoscedasticidad) y para las pendientes e índices de cobertura de la vegetación (datos por trampa) mediante pruebas de Kruskal-Wallis. Cuando estas pruebas resultaron significativas, se calcularon comparaciones dos a dos mediante el test de Nemenyi (Zar 2010). Los cálculos se realizaron empleando el paquete PMCMR (Pohlert 2014) y las funciones *posthoc.friedman.nemenyi.test* y *posthoc.kruskal.nemenyi.test* del entorno de programación R (R Core Team 2015). Estos análisis se realizaron para comprobar la existencia de variaciones ambientales relacionadas con la altitud y determinar entre qué parcelas se dieron diferencias estadísticamente significativas.

El número de individuos contados o abundancia se consideró como un indicador de la actividad de los invertebrados, ya que las capturas en las trampas de interceptación dependen de la motilidad de los ejemplares (Southwood y Henderson 2000). Las diferencias en duración de los periodos de muestreo y la pérdida de muestras en algunas trampas tras lluvias torrenciales condujeron a estandarizar los datos de cada taxón en cada parcela en n° individuos x 9 trampas x 14 días. Una vez estandarizados, los datos se transfor-

Figura 1. Ubicación de la zona de estudio en el sur del Ecuador (a y d) y esquema del muestreo y ubicación de las trampas de interceptación (b y c). Círculos muestra la ubicación de las trampas de interceptación. Triángulos negros muestran la ubicación de las parcelas de muestreo en la localidad de Alamala. Polígonos grises muestran áreas de matorral seco.

Figure 1. Location of the study area in southern Ecuador (a and d) and outline of sampling and location of pitfall traps (b and c). Circles show the location of pitfall traps. Black triangles show the location of sample plots in Alamala. Grey polygons show areas of dry scrub.

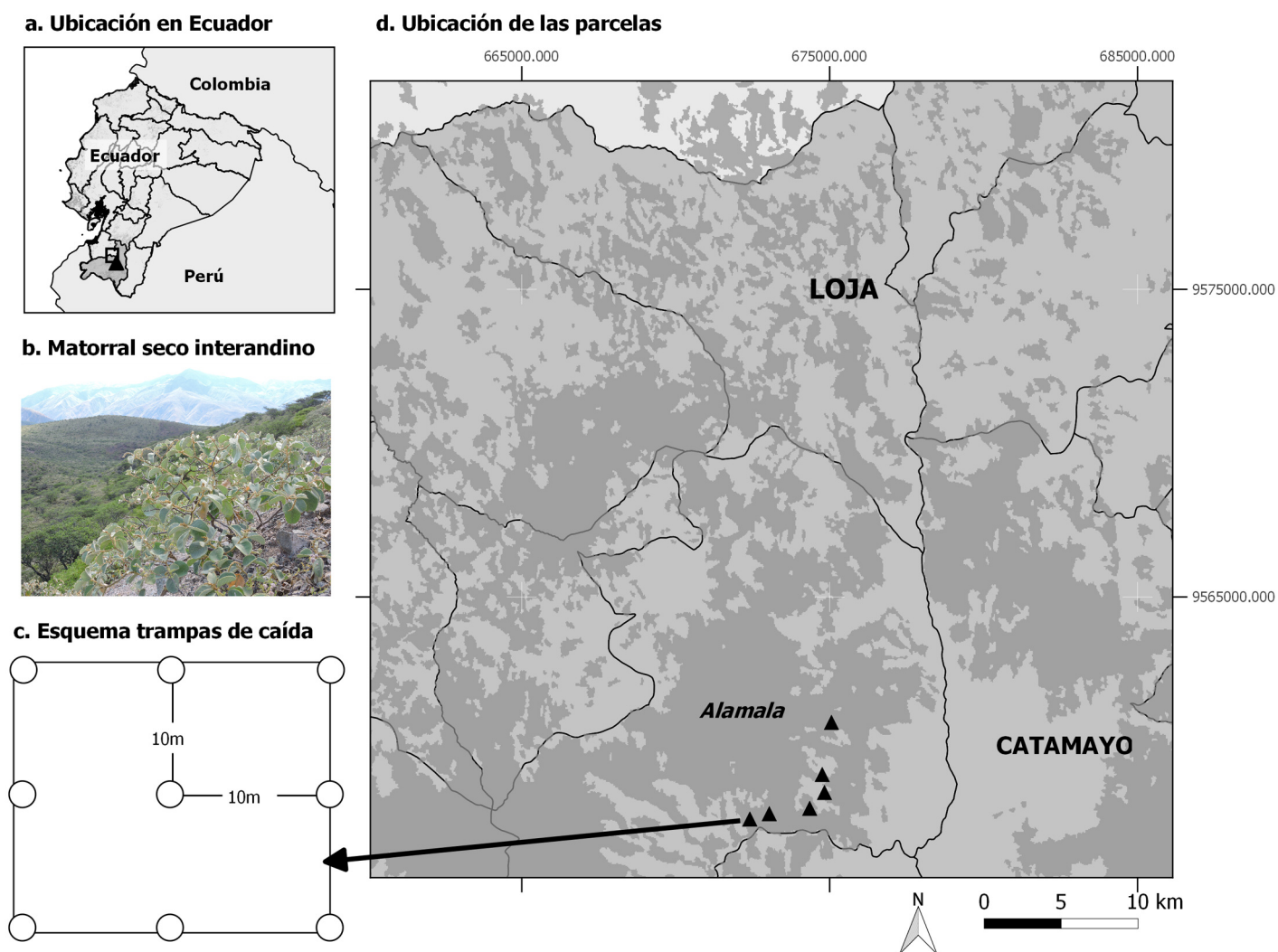


Tabla 1. Características de las parcelas de muestreo. Los promedios se muestran con sus respectivos errores estándar. El estadístico χ^2 corresponde al test de Friedman para las 4 primeras variables y al test de Kruskal-Wallis para las siguientes. Abreviaturas: A – altitud, HR – humedad relativa del aire, DTE – diferencias diarias extremas de temperatura, DHE – diferencias diarias extremas de humedades relativas, IC – índice de cobertura de vegetación alrededor de cada trampa, Pe – pendiente alrededor de cada trampa, Pt – comparación de parcelas a posteriori (Nemenyi). No se especifican los resultados no significativos), T- temperatura.

Table 1. Characteristics for the sampled plots. Averages are shown with their standard errors. χ^2 statistics belong to the Friedman test for the four first and to the Kruskal-Wallis for the other variables. Abbreviations: A – altitude, HR – air relative humidity, DTE – extreme daily differences of temperature, DHE – extreme daily differences of relative humidity, IC – vegetation cover index around each trap, Pe – slope around each trap, Pt – post hoc comparisons among plots (Nemenyi). Non significant results are not specified), T- temperature.

	1	2	3	4	5	6	χ^2 , p (g.l. = 5)	Pt
A (m)	1231	1364	1495	1588	1628	1719	-	-
T (°C)	25.7 ± 0.2	23.8 ± 0.2	23.1 ± 0.3	22.6 ± 0.2	22.4 ± 0.2	22.1 ± 0.2	56.048, < 0.001	1>4=5=6, 2>5=6, 3>6
HR (%)	58.9 ± 3.2	62.3 ± 3.1	63.8 ± 3.3	63.9 ± 3.2	64.4 ± 3.2	65.2 ± 3.1	46.122, < 0.001	3=4=5=6>1, 5=6>2
DTE (°C)	20.1 ± 0.5	17.2 ± 0.7	16.2 ± 1.3	15.8 ± 0.8	16.7 ± 0.9	18.9 ± 0.9	35.286, < 0.001	1>2=3=4=5, 6>3=4
DHE (%)	48.4 ± 1.9	44.2 ± 2.3	40.4 ± 2.8	43.1 ± 2.6	43.1 ± 2.5	45.2 ± 2.5	16.742, 0.005	1=6>3
Pe (%)	14.4 ± 3.2	12.7 ± 2.6	48.3 ± 2.8	43.0 ± 4.8	31.9 ± 1.6	13.1 ± 1.4	37.610, <0.001	3=4>1=2=6
IC	1.6 ± 0.2	2.2 ± 0.2	2.8 ± 0.4	2.2 ± 0.2	3.2 ± 0.3	3.4 ± 0.2	23.310, <0.001	5=6>1

maron con el fin de dar el mismo peso a la abundancia de cada taxa. Así, por cada taxón se obtuvieron los porcentajes de abundancia por fecha de muestreo, siendo 100 % la suma de todos los valores de todas las fechas.

La variación estacional general del matorral seco se obtuvo promediando para cada fecha de muestreo las abundancias (estandarizadas y transformadas) y las riquezas taxonómicas (número de taxa) de las seis parcelas. Para el análisis de abundancias, con el fin de incluir los taxa cuya representación permitiese reflejar la distribución de sus abundancias temporalmente, en cada parcela se incluyeron aquellos que igualaron o superaron en individuos al número de fechas de muestreo (> 11). La existencia de diferencias entre las diferentes fechas se estableció aplicando los mencionados test de Kruskal-Wallis y las pruebas a posteriori de Nemenyi.

Como indicador de la amplitud o longitud del periodo de abundancia de la comunidad se calculó un estimador definido por el índice de Simpson (Draney y Crossley 1999). Así, se promediaron los índices de Simpson de todos los taxa (aquellos presentes en todas las parcelas) en cada parcela. El índice varía entre 1 (el taxón aparece sólo en un periodo de muestreo) y 12 (repartición equitativa de abundancia en todos los periodos). Como los datos se emparejaron por taxa y no se cumplieron los supuestos de normalidad, la comparación entre parcelas se realizó mediante el test de Friedman.

Utilizamos el test de concordancia de Kendall para evaluar la concordancia entre la variación de la abundancia de cada uno de los taxa (datos estandarizados y transformados) y entre parcelas (promedio de los datos estandarizados y transformados de todos los taxa en cada parcela y fecha de muestreo). En la concordancia entre taxa, sólo se incluyeron aquellos representados por más de 11 individuos, por las mismas razones expuestas en el análisis de variaciones estacionales. Los análisis fueron implementados en el entorno de programación R. Usamos el paquete Vegan (Oksanen et al. 2015) y las funciones *kendal.global* y *kendal.post* para evaluar la concordancia de la dinámica temporal entre grupos de taxa y la concordancia entre taxa dentro de cada grupo, respectivamente. Para la generación de grupos usamos la función *cascadeKM* del paquete Vegan para generar agrupaciones que se testaron mediante *kendal.global*. Finalmente, en cada parcela y fecha de muestreo se sumaron los porcentajes de los taxa.

El empleo combinado de análisis de correlaciones simples, pruebas de igualdad de correlaciones y cálculos de coeficientes de correlación comunes al conjunto de las seis parcelas (Zar 2010), permitió analizar tanto la existencia de relaciones entre variables como cambios entre las mismas a lo largo del gradiente altitudinal. Para ello, primero se calcularon en cada parcela los coeficientes de correlación de Pearson relacionando la riqueza de taxa, los porcentajes de abundancia promedio y los datos de abundancia de cada taxón con cada una de las variables meteorológicas. Después se testó la hipótesis nula de igualdad de correlaciones entre las seis parcelas para la misma pareja de variables. En caso de igualdad se procedió a calcular el coeficiente de correlación común y se interpretó como falta de efecto del gradiente altitudinal sobre la relación entre variables. En caso contrario se consideró una influencia del mismo sobre las variables y se procedió con análisis de correlaciones independientes por parcela. Los datos que no cumplieron con los supuestos de normalidad bivariante fueron transformados logaritmicamente. El test de correlación multivariante se realizó utilizando el calculador implementado en red por Arsham (<https://home.ubalt.edu/ntsbarsh/business-stat/otherapplets/MultiCorr.htm>) y las correlaciones independientes con el programa PAST 3.08 (Hammer et al. 2001). No se realizaron análisis multivariantes incluyendo todos los factores ambientales debido a la alta correlación mostrada entre varios de ellos. Para evitar problemas de precisión en cualquier análisis de correlaciones no se incluyeron series de datos con más de cuatro ceros.

Para todos los análisis el umbral de significación estadística se estableció en $p < 0.05$.

Resultados

Registros globales

Se colectaron 113 851 invertebrados, repartidos en dos filo (Arthropoda y Mollusca), 26 órdenes y 29 taxa diferenciados (Anexo 1). El 99.98 % de los individuos fueron artrópodos y siete de ellos no pudieron adscribirse a ningún taxa por su mal estado de conservación.

Las parcelas localizadas a mayor altitud mostraron temperaturas más bajas y humedades relativas y coberturas de vegetación más altas, mientras que las menores fluctuaciones diarias de temperatura y humedad y los máximos de pendiente se dieron en las dos elevaciones intermedias (Tabla 1).

Variaciones estacionales

La riqueza taxonómica se mantuvo estable a lo largo del muestreo, a excepción del mínimo de febrero-marzo, coincidente con el máximo de humedad (Fig. 2). El porcentaje de abundancia promedio de los taxa mostró también mínimos en el periodo más húmedo y segundo más seco, aunque sólo el primero se diferenció del máximo del comienzo de la estación seca (Fig. 2). Analizando los datos por parcelas se observó que tras el mínimo de la estación húmeda, se sucedieron altibajos de abundancia con máximos secundarios que tuvieron lugar, según la parcela (Fig. 3b), entre finales de mayo y principios de agosto, es decir, desde el fin del periodo húmedo hasta la primera parte de la época seca (Fig. 2).

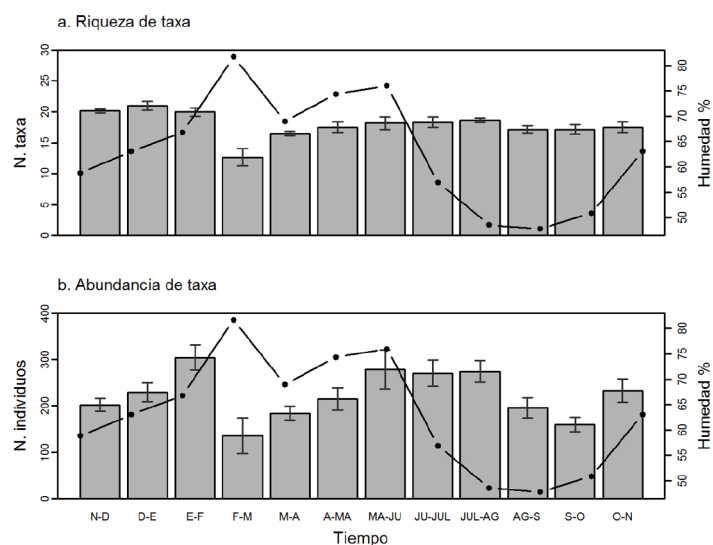


Figura 2. Variación temporal de la riqueza de taxa (a) y de la abundancia de invertebrados (b). Las barras muestran la media de riqueza y abundancia de invertebrados entre las 6 parcelas. Las marcas muestran el error estándar de estas dos medidas. La línea negra muestra la media del porcentaje de humedad en cada periodo de muestreo. Diferencias en la riqueza taxonómica (Kruskal-Wallis $X^2 = 34.886$, g.l. = 11, $p < 0.001$) se observaron entre F-M con N-D ($p = 0.005$), D-E ($p = 0.001$) y E-F ($p = 0.016$) y entre D-E y M-A ($p = 0.044$). La abundancia mostró diferencias significativas (Kruskal-Wallis $X^2 = 27.262$, g.l. = 11, $p = 0.004$) entre F-M y JUL-AG ($p = 0.014$).

Figure 2. Seasonal dynamics of taxa richness (a) and abundance of invertebrates (b). Grey bars show the average richness and abundance among the 6 plots. Error bars denote standard errors. Line shows the average percentage of relative humidity of each sample period. Differences in taxa richness (Kruskal-Wallis $X^2 = 34.886$, g.l. = 11, $p < 0.001$) were observed between F-M with N-D ($p = 0.005$), D-E ($p = 0.001$) and E-F ($p = 0.016$), and between D-E and M-A ($p = 0.044$). Abundances showed significant differences (Kruskal-Wallis $X^2 = 27.262$, g.l. = 11, $p = 0.004$) between F-M and JUL-AG ($p = 0.014$).

Amplitudes y concordancia de los periodos de abundancia

Las amplitudes en los periodos de abundancia estacional de la comunidad no se diferenciaron a lo largo del gradiente (test de Friedman: $\chi^2 = 5.510$, g.l. = 5, $p = 0.358$). Ordenados desde la parcela de menor a la de mayor altitud, los promedios y errores estándar de los índices de Simpson fueron: 5.8 ± 0.6 , 6.8 ± 0.6 , 6.7 ± 0.6 , 6.6 ± 0.6 , 6.2 ± 0.5 y 6.2 ± 0.6 .

Los análisis de concordancia entre taxa mostraron una distribución significativa en 4 grupos que fueron significativamente concordantes. Sin embargo, los taxa incluidos dentro de cada uno de los grupos no presentaron concordancia entre sí (Fig. 3). El grupo mayoritario constó de quince taxa que se caracterizaron por una baja actividad durante la época lluviosa entre los periodos febrero-marzo a mayo-junio. Este grupo está constituido mayoritariamente por hexápodos, arácnidos y larvas de insectos. El grupo conformado por Lepidoptera, Diptera y Thysanura mostraron una mayor actividad durante la época lluviosa (marzo-abril y mayo-junio). El tercer grupo, conformado por Thysanoptera, Coleoptera y Blattodea, mostró una fuerte estacionalidad de actividad, con una concentración de actividad en el periodo Julio-Agosto a la salida de la época lluviosa. Finalmente, el cuarto grupo conformado por Gasteropoda e Isoptera, mostró actividad exclusiva durante al inicio de la estación lluviosa entre diciembre y marzo.

La concordancia entre parcelas diferenció tres grupos con máximos de abundancia distintos (Fig. 3). El primer grupo conformado por las dos parcelas de menor altitud que tuvieron una actividad predominante a la salida de la estación lluviosa (mayo-junio a julio-agosto), el segundo grupo conformado por las parcelas 3 a 5 mostraron una actividad más o menos constante durante todo el año de muestreo pero con un pico a la entrada de la estación lluviosa (octubre-noviembre a enero-febrero). El grupo 3 que incluye la parcela de mayor altitud el pico de actividad se presentó durante la estación lluviosa (enero-febrero).

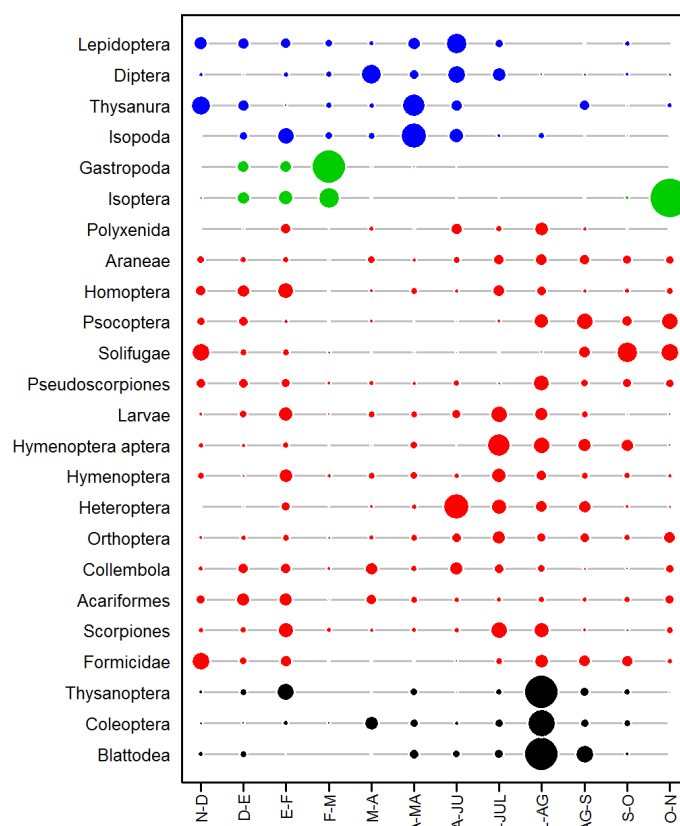
Relaciones entre dinámicas de invertebrados y variables meteorológicas en el gradiente altitudinal

La riqueza taxonómica mostró una correlación negativa significativa con la humedad y correlaciones significativamente positivas con las oscilaciones termohigrométricas diarias (DTE y DHE) (Tabla 2). Estas relaciones fueron consistentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal, según los test de igualdad de correlaciones (Tabla 2). La abundancia promedio del conjunto de invertebrados no mostró una relación significativa con ninguna variable climática (Tabla 2), excepto negativas con la humedad en la parcela 1 ($r = -0.777$, $p = 0.003$) y en la parcela 5 ($r = -0.746$, $p = 0.006$).

En 20 taxa los datos permitieron el análisis de correlaciones entre abundancias estacionales y factores ambientales en al menos una parcela de muestreo (Tabla 2). Trece taxa mostraron correlaciones consistentes a lo largo del gradiente altitudinal con algún factor meteorológico. Ocho se correlacionaron significativamente con la humedad relativa y salvo Diptera, todos lo hicieron de forma negativa (Tabla 2). Ocho mostraron respuestas significativas a las oscilaciones diarias de temperatura y siete a las de humedad, aunque el signo de las relaciones varió según el taxa.

Scorpiones, Pseudoscorpiones, Acariformes y Psocoptera mostraron distinto signo en las correlaciones con las variables ambientales dependiendo de la parcela. Los Scorpiones mostraron correlaciones negativas significativas con DHE ($r = -0.764$, $p = 0.004$) en la parcela 1, al igual que Acariformes ($r = -0.876$, $p < 0.001$ y $r = -0.610$). Los Pseudoscorpiones mostraron correlaciones negativas con DHE en las parcelas 1 ($r = -0.804$, $p = 0.002$), 4 ($r = -0.690$, $p = 0.013$) y 5 ($r = -0.582$, $p = 0.047$). Los Psocoptera mostraron correlaciones positivas con DTE en las parcelas 5 ($r = 0.723$, $p = 0.008$) y 6 ($r = 0.838$, $p = 0.001$) y con DHE en la parcela 6 ($r = 0.648$, $p = 0.023$).

a. Concordancia entre taxa



b. Concordancia entre parcelas

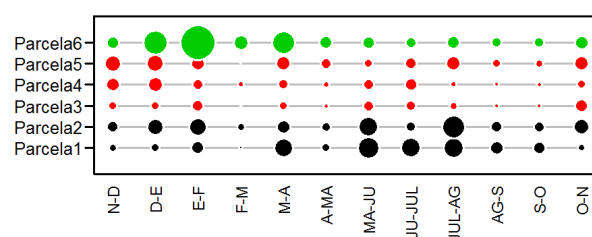


Figura 3. Concordancia de abundancias entre taxa (a) y entre parcelas (b). El tamaño de cada círculo muestra el nivel de abundancia. Los colores muestran los grupos concordantes entre sí.

Figure 3. Concordance of abundances among taxa (a) and plots (b). Dot sizes show the level of abundance. Colors show the groups that are concordant among them.

Discusión

Relaciones entre dinámicas de invertebrados y variables meteorológicas

En el matorral seco de Alamala se evidenció la importancia de los factores meteorológicos sobre las dinámicas estacionales de la comunidad de invertebrados. Así, tanto la riqueza taxonómica como la mayoría de taxa más abundantes se relacionaron con alguna variable meteorológica. Además, se añaden evidencias a la hipótesis de que las fluctuaciones termohigrométricas muestran también relación con las dinámicas estacionales de la diversidad (Checa et al. 2014). Sin embargo hubo resultados inesperados que se tratan a continuación.

En primer lugar, en un hábitat tan marcado por la estacionalidad de la humedad no se esperaba que la mayoría de los taxa mantuviera una abundancia prolongada a lo largo del año. De hecho, de acuerdo al análisis de concordancia, el grupo de taxa mayoritario (arácnidos, larvas de insectos y mayoría de hexápodos) no sólo

Tabla 2. Pruebas de igualdad de correlaciones y correlaciones comunes (r_w) para las variaciones estacionales de la riqueza taxonómica, el % de abundancia promedio de los taxa (abundancia total anual por taxon = 100 %) y para la abundancia de cada grupo taxonómico (n° individuos x 9 trampas x 14 días) con respecto a los factores meteorológicos. Abreviaturas de factores como en la **Tabla 1**. En negrita se resaltan los resultados estadísticamente significativos.

Table 2. Tests of equality of correlations and common correlations (r_w) for the seasonal dynamics of taxa richness, % of average abundance of taxa (whole annual abundance per taxon = 100 %), and abundance of each taxon (n° individuals x 9 traps x 14 days) with meteorological variables. Abbreviations as **Table 1**. Significant results are marked in bold.

Variable	Factor	Parcelas analizadas	Test de igualdad de correlaciones		Correlación común	
			χ^2	p	r_w	p
Riqueza de taxa	HR	Todas	9.859	0.079	-0.318	0.021
	DTE	Todas	2.335	0.801	0.424	< 0.001
	DHE	Todas	6.421	0.267	0.402	0.002
Abundancia promedio	HR	Todas	12.361	0.030	-	-
	DTE	Todas	0.334	0.997	-0.042	0.724
	DHE	Todas	1.306	0.934	-0.219	0.069
Scorpiones	HR	Todas	12.597	0.027	-	-
	DTE	Todas	1.573	0.905	-0.041	0.737
	DHE	Todas	4.820	0.438	-0.026	0.800
Pseudoscorpiones	HR	Todas	17.632	0.003	-	-
	DTE	Todas	1.801	0.876	0.231	0.056
	DHE	Todas	7.077	0.215	0.019	0.862
Solifugae	HR	Todas	1.249	0.940	-0.399	< 0.001
	DTE	Todas	4.507	0.479	0.648	< 0.001
	DHE	Todas	4.246	0.515	0.327	0.009
Araneae	HR	Todas	7.920	0.161	-0.721	< 0.001
	DTE	Todas	8.728	0.120	0.064	0.686
	DHE	Todas	7.357	0.195	-0.245	0.053
Acariformes	HR	Todas	21.375	0.001	-	-
	DTE	Todas	2.775	0.735	0.405	0.001
	DHE	Todas	3.788	0.580	0.392	0.002
Isopoda	HR	4,5	0.057	0.811	-0.159	0.437
	DTE	4,5	1.484	0.223	-0.010	0.965
	DHE	4,5	1.001	0.317	-0.106	0.622
Polyxenida	HR	6	-	-	0.021	0.949
	DTE	6	-	-	0.072	0.825
	DHE	6	-	-	0.234	0.464
Collembola	HR	Todas	2.778	0.734	0.243	0.052
	DTE	Todas	7.397	0.193	-0.034	0.817
	DHE	Todas	2.551	0.769	0.326	0.008
Orthoptera	HR	Todas	5.261	0.385	-0.117	0.317
	DTE	Todas	3.636	0.603	-0.086	0.504
	DHE	Todas	8.448	0.133	-0.066	0.620
Blattodea	HR	3	-	-	0.120	0.711
	DTE	3	-	-	-0.613	0.034
	DHE	3	-	-	-0.570	0.053
Psocoptera	HR	1,2,3,5,6	4.454	0.348	-0.564	< 0.001
	DTE	1,2,3,5,6	11.637	0.020	-	-
	DHE	1,2,3,5,6	10.287	0.036	-	-
Homoptera	HR	Todas	4.284	0.509	-0.236	0.059
	DTE	Todas	5.565	0.351	0.312	0.017
	DHE	Todas	4.527	0.476	0.307	0.017
Heteroptera	HR	1,2,4,6	1.372	0.712	-0.267	0.073
	DTE	1,2,4,6	2.464	0.482	-0.259	0.086
	DHE	1,2,4,6	1.841	0.606	-0.168	0.269
Thysanoptera	HR	1,2,3,6	0.191	0.979	-0.456	0.002
	DTE	1,2,3,6	2.401	0.490	0.252	0.094
	DHE	1,2,3,6	2.420	0.490	0.063	0.658
Coleoptera	HR	Todas	5.194	0.393	-0.393	0.002
	DTE	Todas	3.270	0.658	-0.515	< 0.001
	DHE	Todas	1.167	0.948	-0.652	< 0.001
Diptera	HR	Todas	1.547	0.908	0.470	< 0.001
	DTE	Todas	5.254	0.386	-0.507	< 0.001
	DHE	Todas	4.061	0.541	-0.103	0.431
Hymenoptera	HR	Todas	7.683	0.175	-0.192	0.173
	DTE	Todas	7.808	0.167	-0.185	0.190
	DHE	Todas	4.928	0.425	-0.250	0.046
Hymenoptera aptera	HR	1,2,4,5,6	2.769	0.597	-0.734	< 0.001
	DTE	1,2,4,5,6	0.211	0.995	0.040	0.755
	DHE	1,2,4,5,6	1.102	0.894	-0.389	0.003
Formicidae	HR	Todas	4.883	0.430	-0.709	< 0.001
	DTE	Todas	3.231	0.664	0.411	0.001
	DHE	Todas	6.617	0.251	-0.049	0.744
Larvae	HR	Todas	6.547	0.257	-0.142	0.265
	DTE	Todas	1.903	0.862	-0.242	0.046
	DHE	Todas	3.062	0.690	-0.178	0.161

presenta baja abundancia durante el período más húmedo, además sus máximos de abundancia son menos marcados que en el resto de grupos (**Fig. 3**). En este agrupamiento mayoritario se encuentran todos los taxa con hábitos tróficos fundamentalmente depredadores, probablemente polípagos, y otros que incluyen variedad de hábitos tróficos, que estén adaptados probablemente a los distintos recursos que vayan generándose durante las estaciones. Adicionalmente, varios taxa muestran picos de abundancia en algún momento desde la transición de la estación seca a la húmeda, que no supone correlación con la humedad pero sí quizás la influencia de la misma interactuando con factores bióticos, como se ha propuesto para el Cerrado brasileño (**Silva et al. 2011**).

En segundo lugar destacan las frecuentes correlaciones negativas que hemos obtenido entre la riqueza taxonómica y la mayoría de taxa más abundantes con la humedad relativa. Como se ha muestreado el ambiente epigeo, con mayoría de abundancia de fauna rastrea y no voladora, es probable que la sinergia entre episodios de lluvias torrenciales, anomalías en los regímenes de precipitación en el año de muestreo, entradas y salidas de hojarasca y periodos de desarrollo de follaje explique los resultados obtenidos. En zonas de caatinga con regímenes climáticos similares al matorral de Alamala, la pérdida de hojas es máxima al final del periodo húmedo, se prolonga durante el periodo seco y se correlaciona negativamente con la precipitación para la mayoría de especies de plantas (**Lima y Rodal 2010**). A ello hay que añadir que entre febrero-marzo cayeron intensas lluvias torrenciales que removieron el suelo por escorrentía en varias parcelas (observación personal), lo que suele suponer un gran estrés para los artrópodos (**Boinski y Fawler 1989**). Los mínimos de abundancia detectados en los máximos de precipitación suceden a veces en los ecosistemas neotropicales estacionales, como lo atestiguan las observaciones en un cerrado brasileño (**Pinheiro et al. 2002**) y en el área de estudio (**Domínguez et al. 2015**). Además, la escorrentía de la hojarasca sin reemplazo (**Lima y Rodal 2010**) puede eliminar recursos para la fauna de invertebrados. También es probable que la entrada de hojarasca por caída de hojas al finalizar la estación húmeda (**Pennington et al. 2000**) haya provocado los máximos de mayo-agosto de abundancia (**Fig. 2**) y del último grupo concordante de Thysanoptera, Coleoptera y Blattodea al activar la red trófica detritívora (**Fig. 3**). Seguidamente, el descenso en humedad secaría la materia orgánica hasta provocar la segunda caída de abundancia bien entrada la época seca. En cuanto a los máximos de abundancia observados antes del periodo más húmedo, ya habían sido registrados en Alamala para coleópteros coprófagos (**Domínguez et al. 2015**) y en un cerrado brasileño para la mayoría de insectos voladores (**Silva et al. 2011**). A este respecto, es posible que las primeras lluvias hayan activado las redes detritívora y fitófaga del matorral seco al humedecer la materia orgánica presente en el suelo y provocar nuevos brotes de hojas (**Pennington et al. 2000**). En definitiva, tanto en la estación seca como en la húmeda pueden darse eventos coyunturales que actúen sinérgicamente favoreciendo o disminuyendo la abundancia de los invertebrados. En estudios venideros convendría incluir otras variables como los cam-

bios en disponibilidad de recursos y los efectos de los valores meteorológicos extremos (p.e. fuertes lluvias torrenciales).

En tercer lugar, al contrario que en el bosque seco de Lalo Loor en el noroeste de Ecuador (**Checa et al. 2014**), nosotros hemos observado que a mayores fluctuaciones térmicas, la riqueza taxonómica aumenta y la abundancia no cambia. Esta disparidad de resultados puede deberse a que el estudio en Lalo Loor se centró en mariposas. El mayor espectro taxonómico abarcado en Alamala indica respuestas diferentes según el taxa, lo que explicaría además la falta de correlación de la abundancia promedio de todos los grupos de invertebrados con las oscilaciones termohigrométricas. Convendría dilucidar en futuras investigaciones si estas variables cumplen un papel regulador como iniciadores o finalizadores de diapausa y dormancia, como lo hacen frecuentemente el fotoperiodo y la temperatura promedio (**Wolda 1988**).

Efecto del gradiente altitudinal

El análisis de concordancia reveló un efecto altitudinal en las dinámicas estacionales de las abundancias de invertebrados. Efecto que no se debió ni a cambios en las amplitudes de los periodos de abundancia ni en las relaciones estacionales de abundancia de taxa con las variables ambientales.

Esta falta de efectos del clima pudo deberse a que la variación temporal de los rangos de algunas variables climáticas dentro de cada parcela fue mayor que la presente entre las diferentes parcelas (**Tabla 3**). Todo ello a pesar de que las condiciones en humedad, temperatura y cobertura de la vegetación variaron entre las parcelas de estudio (**Tabla 1**). En nuestra área de estudio, entre los 1200-1700 m la temperatura a la sombra en interior del matorral osciló unos 3.6 °C. Sin embargo para el mismo tramo altitudinal y en exposición al sol se encontró una oscilación mayor (6.5 °C), con temperaturas promedio más altas (38.7-32.2 °C) (**Domínguez et al. 2015**), lo que muestra mayor variabilidad de las temperaturas con la altitud a la intemperie. Probablemente la humedad siga este mismo patrón. Además, según nuestros datos, la tasa de descenso de temperatura con la altitud fue de 0.74 °C, superior a la media aproximada de 0.6 °C observada a escala global (**Barry 2008**). El desnivel de 500 m en el mismo área de estudio es suficiente para provocar cambios en la estructura de la comunidad de coleópteros coprófagos (**Domínguez et al. 2015**) y de cobertura de leñosas y diversidad de plantas (**Espinosa et al. 2014**). Sin embargo no parece bastar para determinar el efecto de las variables meteorológicas sobre las dinámicas estacionales de las comunidades de invertebrados (al menos al nivel de Orden).

En cualquier caso, nuestros resultados parecen sugerir que existe algún factor que afecta a las dinámicas estacionales de abundancia entre parcelas, ya que aquellas no fueron concordantes entre sí (**Fig. 3**). Los análisis de concordancia muestran agrupaciones por parcelas en relación con la elevación. Las parcelas más bajas muestran un pico de abundancia a la salida de la estación lluviosa, mientras que en altitudes intermedias no muestran picos acentuados y la abundancia se mantiene durante largos periodos (**Fig. 3**). Finalmente, la parcela de mayor altitud muestra un pico

Tabla 3. Valores mínimos y máximos (Min-Max) de los promedios de las variables climáticas para cada fecha de muestreo y cocientes (R) entre los rangos de valores intraparciales e interparciales. Abreviaturas como en la **Tabla 1**.

Table 3. Minimum and maximum values (Min-Max) of the averages of climatic variables for each sampling date, and quotient (R) between intra- and inter-plot ranges of values. Abbreviations as **Table 1**.

	T		HR		DTE		DHE	
	Min-Max (°C)	R	Min-Max (%)	R	Min-Max (°C)	R	Min-Max (%)	R
Parcela 1	24.9 - 26.4	0.2	43.8 - 79.8	4.5	17.6 - 23.6	0.7	36.2 - 55.9	2.5
Parcela 2	23.0 - 24.6	0.2	47.1 - 80.7	4.2	14.5 - 22.0	0.9	31.8 - 54.3	2.8
Parcela 3	21.3 - 24.4	0.4	48.7 - 82.0	4.2	11.3 - 23.7	1.6	27.4 - 54.5	3.4
Parcela 4	21.3 - 23.5	0.3	48.2 - 83.9	4.5	12.6 - 20.6	1.0	30.8 - 54.9	3.0
Parcela 5	20.9 - 23.3	0.3	49.1 - 82.0	4.1	13.3 - 21.8	1.1	31.6 - 54.8	2.9
Parcela 6	20.8 - 23.5	0.3	49.4 - 81.8	4.1	14.9 - 24.1	1.2	36.9 - 58.3	2.7

de abundancia durante la estación lluviosa. Es posible que en las parcelas bajas, con menor cobertura de vegetación, el estrés causado por episodios de lluvias sea más fuerte, mientras que en la mayor altitud la mayor cobertura provea de protección a la fauna de artrópodos y éstos puedan explotar mejor el incremento de productividad durante la estación lluviosa. También es posible que la mayor diversidad de plantas en las menores elevaciones (Espinosa et al. 2014) se traduzca en una mayor variedad de momentos de caída y brote de hojas, floración y fructificación, pudiendo prolongar la disponibilidad de hojarasca y otros recursos vegetales durante la estación seca (Lima y Rodal 2010) y compensando así los rigores climáticos de las menores altitudes. Este hecho ayudaría a explicar por qué en las dos parcelas de menor altitud se mostraron mínimos menos marcados entre agosto y octubre, en las fechas más secas y a finales de la estación seca (Fig. 3).

Conclusiones

En el matorral seco de Alamala tanto la riqueza taxonómica como la mayoría de taxa más abundantes se relacionaron con alguna variable meteorológica, siendo lo más común inesperadas correlaciones negativas con la humedad y de diverso signo con las fluctuaciones higrótérmicas diarias. Las dinámicas estacionales de las abundancias de invertebrados variaron con la altitud, efecto que no estuvo relacionado con cambios en las amplitudes de los periodos de abundancia de las comunidades de invertebrados ni en las relaciones estacionales de abundancia de taxa con las variables meteorológicas. Estos resultados, parecen mostrar que otros factores, como las precipitaciones torrenciales y la distinta disponibilidad, tanto temporal como altitudinal, de recursos como hojarasca, follaje y diversidad vegetal, interaccionan con la humedad para afectar las variaciones estacionales de la mayor parte de la comunidad epigea, proporcionando materia de estudio para futuras investigaciones.

Referencias

- Aristophanous, M. 2010. Do your preservative preserve? A comparison of the efficacy of some pitfall traps solutions in preserving the internal reproductive organs of dung beetles. *ZooKeys* 34: 1-16. doi: 10.3897/zookeys.34.215
- Barry, R.G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos.
- Boinski, S., Fowler, N.L. 1989. Seasonal patterns in a tropical lowland forest. *Biotropica* 21: 223-233.
- Castro, A., Espinosa, C.I. 2015. Seasonal diversity of butterflies and its relationship with woody-plant resources availability in an Ecuadorian tropical dry forest. *Tropical Conservation Science* 8 (2): 333-351. Disponible en: www.tropicalconservationscience.org
- Checa, M.F., Rodríguez, J., Wilmott, K.R., Liger, B. 2014. Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened neotropical dry forest. *Florida Entomologist* 97 (1): 1-13.
- Crimmins, T., Crimmins, M., Bertelsen, C.D. 2011. Onset of summer flowering in a 'Sky Island' is driven by monsoon moisture. *New Phytologist* 191: 468-479. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03705.x
- Denny, E.G., Gerst, K.L., Miller-Rushing, A.J., Tierney, G.L., Crimmins, T.M., Enquist, C.A.F. et al. 2014. Standardized phenology monitoring methods to track plant and animal activity for science and resource management applications. *International Journal of Biometeorology*. Doi: 10.1007/s00484-014-0789-5
- Domínguez, D., Marín-Armijos, D., Ruiz, C. 2015. Structure of dung beetle communities in an altitudinal gradient of neotropical dry forest. *Neotropical Entomology*. doi 10.1007/s13744-014-0261-6
- Draney, M.L., Crossley, D.A. 1999. Relationships of habitat age to phenology among ground-dwelling Lynphiidae (Araneae) in the southeastern United States. *The Journal of Arachnology* 27 (1): 211-216.
- Espinosa, C.I., Luzuriaga, A.L., de la Cruz, M., Escudero, A. 2014. Climate and grazing control nurse effects in an Ecuadorian dry shrubby community. *Journal of Tropical Ecology* 30:23-32. doi:10.1017/S0266467413000692.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hayek, C.L., Buzas, M.A. 2010. *Surveying Natural Populations. Quantitative Tools for Assessing Biodiversity. Second Edition*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Lange, M., Gossner, M.M., Weisser, W.W. 2011. Effect of pitfall trap type and diameter on vertebrate by-catches and ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and Spider (Araneae) sampling. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 185-190. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00062.x
- Liberal, C.N., Isidro de Farias, A.M., Meiado, M.V., Filgueiras, B.K.C., Iannuzzi, L. 2011. How habitat change and rainfall affect dung beetle diversity in caatinga, a Brazilian semi-arid ecosystem. *Journal of Insect Science* 11: 114. Disponible en: insectscience.org/11.114.
- Lima, A.L.A., Rodal, M.J.N. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 1363-1373. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.05.009
- Maldonado, N.P.A. 2002. Clima y vegetación de la region sur del Ecuador. En: Aguirre, Z. M., Madsen, J. E., Cotton, E., Balslev, H. (eds.). *Botánica Austroecuatorialiana. Estudios sobre los recursos vegetales en las provincias de El Oro, Loja y Zamora-Chinchipe*, pp. 1-28. Abya Yala, Quito, Ecuador.
- McCain, C.M., Grytnes, J.A. 2010. Elevational gradients in species richness. *eLS* 1:10
- Mora, C., Frazier, A.G., Longman, R.J., Dacks, R.S., Walton, M.M., Tong, E.J. et al. 2013. The projected timing of climate departure from recent variability. *Nature* 502: 183-187.
- Nobre, C.E.B., Iannuzzi, L., Schlindwein, C. 2012. Seasonality of fruit-feeding butterflies (Lepidoptera, Nymphalidae) in a Brazilian semiarid area. *ISRN Zoology*. 8 pages. doi:10.5402/2012/268159.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B. et al. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-0. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oñate-Valdieso, F., Duque, E., León, P., Duque, F., Rojas, W., Tenesaca, F. 2008. *Caracterización climática, meteorológica e hidrológica de la cuenca binacional Catamayo-Chira previo a la implementación de los modelos SWAT y WATEM/SEDEM con fines de su planificación territorial*. Disponible en: <http://www.fronate.pro.ec/fronate/wp-content/media/2008/01/caracterizacion-climatica-catamayo-chira.pdf>
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261-273.
- Pinheiro, F., Diniz, I.R., Coelho, D., Bandeira, M.P.S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132-136.
- Pohlert, T. 2014. *The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR)*. R package. Disponible en: <http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
- Prather, C.M., Pelini, S.L., Laws, A., Rivest, E., Woltz, M., Bloch, C.P. et al. 2013. Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews* 88: 327-348. doi: 10.1111/brv.12002
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: URL <http://www.R-project.org/>.
- Silva, N.A.P., Frizzas, M.R., Oliveira, C.M. 2011. Seasonality in insect abundance in the "Cerrado" of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55 (1): 79-87.
- Southwood, T.R.E., Henderson, P.A. 2000. *Ecological Methods*. Third Edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, Reino Unido.
- Stork, N. 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation* 19: 357-371.
- Thomas, C., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L., Collingham, Y. et al. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427, 145-148.
- Valadão, H., Hay, J.D., Tidon, R. 2010. Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian savanna. *International Journal of Ecology*, Volume 2010, Article ID 152437. doi:10.1155/2010/152437.
- Wolda, H. 1981. Seasonality of tropical insects. II. Blattaria in Panama. *Journal of Animal Ecology* 50: 827-838.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Fifth edition. Prentice-Hall/Pearson, London, Reino Unido.

Anexo 1. Desglose de las capturas de cada taxón por parcela (P) y periodo de muestreo. Los datos se presentan normalizados a número de individuos por 9 trampas y 2 semanas.

Appendix 1. Breakdown of data of each taxon per plot (P) and sample date. Data normalized to number of individuals per 9 traps and 2 weeks.

Taxa	P	N-D	D-E	E-F	F-M	M-A	A-MA	MA-J	J-JU	JU-AG	AG-S	S-O	O-N
Scorpiones	1	1.0	1.6	5.6	0.0	1.0	1.1	0.9	5.0	9.0	3.0	3.2	1.0
	2	1.5	0.0	2.8	1.1	0.0	0.0	0.9	3.0	2.0	1.0	0.0	2.0
	3	2.0	4.7	2.8	4.5	2.0	2.0	0.9	2.0	1.0	1.0	0.0	2.0
	4	2.0	1.0	1.9	0.0	0.0	2.0	0.9	4.0	4.0	0.0	2.2	1.0
	5	0.5	1.0	0.9	0.0	1.0	1.0	0.9	2.0	1.0	0.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.5	5.6	2.3	2.0	1.0	2.8	2.0	3.0	2.0	1.1	4.0
Pseudoscorpiones	1	2.5	2.6	0.9	0.0	0.0	1.1	0.0	1.0	6.0	6.0	7.5	6.0
	2	2.0	2.1	2.8	1.1	1.0	2.0	2.8	0.0	3.0	0.0	0.0	1.0
	3	3.5	3.6	3.7	4.5	2.0	0.0	6.5	4.0	2.0	2.0	0.0	6.0
	4	1.5	2.1	0.9	0.0	1.0	2.0	0.9	0.0	4.0	3.0	3.2	1.0
	5	2.5	2.6	4.7	0.0	3.0	1.0	0.0	1.0	5.0	3.0	2.2	3.0
	6	3.5	2.6	1.9	2.3	2.0	1.0	0.9	2.0	3.0	0.0	2.2	0.0
Solifugae	1	5.5	1.6	2.8	0.0	0.0	2.3	0.9	1.0	1.0	16.0	10.8	1.0
	2	5.0	1.6	0.0	0.0	1.0	0.0	1.9	0.0	1.0	1.0	4.3	5.0
	3	7.0	4.1	3.7	4.5	0.0	1.0	0.9	1.0	1.0	4.0	5.4	4.0
	4	10.0	4.7	4.7	0.0	3.0	1.0	2.8	1.0	4.0	2.0	11.8	11.0
	5	19.0	5.7	4.7	3.6	1.0	3.0	0.0	2.0	1.0	6.0	14.0	28.0
	6	2.0	2.1	3.7	2.3	0.0	1.0	0.0	1.0	1.0	2.0	5.4	4.0
Araneae	1	13.5	11.9	17.7	7.5	34.0	14.6	19.6	20.0	37.0	19.0	21.5	21.0
	2	26.0	23.3	19.6	14.6	25.0	15.0	38.3	33.0	33.0	38.0	29.1	34.0
	3	28.5	19.7	27.1	0.0	17.0	14.0	11.2	15.0	22.0	18.0	18.3	21.0
	4	24.5	23.3	21.5	15.0	33.0	22.0	28.9	33.0	40.0	36.0	35.5	32.0
	5	43.5	33.2	28.0	9.0	21.0	23.0	28.9	42.0	57.0	56.0	45.2	27.0
	6	23.0	31.1	14.9	13.5	20.0	17.0	26.1	69.0	35.0	51.0	36.6	28.0
Acariformes	1	439.5	361.4	309.9	73.5	230.0	164.3	269.7	324.0	382.0	419.0	490.0	303.0
	2	422.0	663.2	616.0	156.4	297.0	219.0	446.1	241.0	455.0	362.0	522.3	818.0
	3	181.5	163.3	286.5	31.5	222.0	189.0	171.7	174.0	191.0	116.0	96.9	263.0
	4	163.0	414.3	341.6	127.5	259.0	184.0	135.3	72.0	72.0	58.0	95.8	112.0
	5	408.5	509.7	406.9	21.6	373.0	328.0	159.6	258.0	255.0	185.0	201.4	293.0
	6	387.5	725.9	722.4	281.3	798.0	489.0	224.0	163.0	153.0	198.0	256.3	299.0
Isopoda	1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	2	0.5	1.0	1.9	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	3	0.0	0.0	1.9	0.0	3.0	2.0	2.8	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.5	2.6	2.8	1.5	3.0	2.0	0.0	3.0	3.0	2.0	1.1	0.0
	5	0.5	1.6	4.7	1.8	1.0	0.0	0.0	1.0	2.0	0.0	2.2	1.0
	6	0.0	1.6	0.9	3.4	0.0	2.0	1.9	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Chilopoda	1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
	2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
	3	0.0	0.5	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0
	5	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	2.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Polyxenida	3	0.0	0.0	2.8	0.0	2.0	0.0	8.4	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0
	4	0.0	0.5	1.9	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	3.0	0.0	0.0	1.0
	5	0.0	0.0	0.9	0.0	1.0	1.0	0.0	2.0	3.0	3.0	1.1	0.0
	6	8.5	9.9	14.9	2.3	1.0	9.0	10.3	12.0	14.0	0.0	1.1	1.0
Juliformia	6	1.0	0.5	0.9	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Collembola	1	96.5	423.1	482.5	195.0	1588.0	745.9	1924.5	1326.0	1055.0	402.0	127.1	276.0
	2	369.5	819.7	690.7	622.1	1006.0	675.0	1401.9	507.0	1520.0	540.0	347.8	657.0
	3	510.0	655.4	775.6	121.5	664.0	327.0	858.7	777.0	456.0	259.0	272.5	1042.0
	4	432.0	773.6	660.8	481.5	686.0	394.0	930.5	1021.0	348.0	228.0	340.3	715.0
	5	779.5	1120.5	845.6	52.2	1038.0	679.0	647.7	522.0	456.0	398.0	350.0	1025.0
	6	661.0	1578.8	1921.7	1173.4	1512.0	721.0	918.4	684.0	271.0	191.0	174.5	658.0

Continuación Anexo 1.

Appendix 1 Continuation

Taxa	P	N-D	D-E	E-F	F-M	M-A	A-MA	MA-J	J-JU	JU-AG	AG-S	S-O	O-N
Thysanura	1	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	2.0
	2	1.0	0.5	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	3	0.5	2.1	0.9	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Ephemeroptera	1	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	2	1.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	5	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Embioptera	2	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	1.0	0.0	0.0
Orthoptera	1	2.5	10.4	3.7	1.5	7.0	5.6	6.5	10.0	9.0	10.0	4.3	18.0
	2	4.5	4.7	5.6	0.0	7.0	5.0	16.8	13.0	10.0	12.0	9.7	24.0
	3	0.5	0.5	1.9	0.0	3.0	4.0	4.7	8.0	5.0	5.0	1.1	3.0
	4	7.5	6.2	2.8	10.5	2.0	5.0	14.0	29.0	15.0	12.0	14.0	9.0
	5	7.5	4.7	11.2	5.4	5.0	15.0	9.3	5.0	7.0	13.0	8.6	8.0
	6	23.5	47.2	67.2	37.1	23.0	25.0	22.4	20.0	23.0	7.0	21.5	21.0
Isoptera	1	1.0	0.0	0.0	1.5	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.1	10.0
	2	0.0	0.5	0.9	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
	3	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	1.1	9.0
	4	0.0	0.5	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
	5	1.5	2.6	1.9	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0
	6	0.0	0.0	0.0	3.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
Blattodea	1	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0
	2	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	5.0	0.0	0.0	1.0
	3	3.0	1.6	1.9	0.0	6.0	4.0	8.4	6.0	6.0	2.0	1.1	1.0
	4	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.0	1.1	0.0
	5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	3.0	1.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
Mantodea	2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Psocoptera	1	2.5	2.6	3.7	0.0	1.0	0.0	0.9	7.0	5.0	22.0	4.3	0.0
	2	0.5	4.7	4.7	0.0	1.0	0.0	2.8	0.0	2.0	3.0	4.3	6.0
	3	3.0	0.5	0.0	4.5	1.0	1.0	0.0	2.0	9.0	7.0	2.2	0.0
	4	2.0	0.5	0.0	0.0	3.0	0.0	0.9	0.0	3.0	0.0	1.1	4.0
	5	1.5	3.1	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	2.0	1.0	4.3	5.0
	6	4.0	4.1	0.9	0.0	0.0	2.0	0.0	1.0	2.0	3.0	1.1	5.0
Homoptera	1	11.5	19.2	26.1	1.5	9.0	13.5	14.0	24.0	16.0	18.0	4.3	1.0
	2	24.5	22.3	40.1	6.8	15.0	14.0	24.3	27.0	44.0	22.0	11.8	28.0
	3	48.0	16.1	20.5	4.5	2.0	9.0	7.5	17.0	18.0	8.0	12.9	23.0
	4	28.0	35.8	63.5	12.0	43.0	46.0	18.7	19.0	18.0	12.0	35.5	8.0
	5	18.0	28.5	15.9	1.8	3.0	11.0	13.1	64.0	39.0	7.0	20.5	49.0
	6	34.5	117.7	127.9	29.3	6.0	54.0	10.3	38.0	26.0	8.0	11.8	24.0
Heteroptera	1	0.5	1.0	1.9	0.0	5.0	0.0	9.3	4.0	3.0	2.0	3.2	0.0
	2	0.5	2.6	0.9	1.1	1.0	1.0	10.3	9.0	16.0	4.0	5.4	8.0
	3	0.0	0.5	1.9	0.0	0.0	2.0	4.7	0.0	0.0	3.0	0.0	0.0
	4	2.0	1.0	2.8	0.0	3.0	3.0	9.3	3.0	4.0	5.0	0.0	1.0
	5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	6.5	9.0	3.0	4.0	1.1	1.0
	6	2.5	0.5	9.3	1.1	0.0	2.0	1.9	6.0	4.0	3.0	1.1	2.0

Continuación Anexo 1.

Appendix 1 Continuation

Taxa	P	N-D	D-E	E-F	F-M	M-A	A-MA	MA-J	J-JU	JU-AG	AG-S	S-O	O-N
Thysanoptera	1	3.0	5.2	2.8	0.0	2.0	0.0	0.9	8.0	2.0	0.0	2.2	1.0
	2	0.0	3.1	4.7	0.0	0.0	1.0	4.7	1.0	10.0	2.0	7.5	1.0
	3	3.0	2.6	17.7	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	18.0	2.0	2.2	1.0
	4	0.5	1.0	0.0	0.0	0.0	9.0	0.0	2.0	5.0	3.0	0.0	0.0
	5	0.0	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	1.0	41.0	7.0	2.2	0.0
	6	2.0	1.0	10.3	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	3.0	5.0	1.1	2.0
Neuroptera	3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.5	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Coleoptera	1	26.0	23.9	74.7	24.0	95.0	18.0	49.5	84.0	165.0	114.0	104.5	16.0
	2	26.0	20.7	47.6	29.3	70.0	53.0	33.6	50.0	55.0	59.0	38.8	22.0
	3	16.0	14.5	11.2	9.0	49.0	36.0	24.3	32.0	54.0	14.0	14.0	6.0
	4	10.0	5.7	9.3	9.0	42.0	29.0	5.6	9.0	23.0	8.0	15.1	4.0
	5	17.0	17.1	14.0	10.8	41.0	31.0	14.0	42.0	146.0	28.0	29.1	10.0
	6	7.0	7.8	10.3	10.1	22.0	11.0	14.0	26.0	209.0	43.0	17.2	10.0
Lepidoptera	1	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.1	0.0
	2	2.5	2.1	0.9	0.0	1.0	2.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	3	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	1.9	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0
	4	0.5	1.6	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	2.0	0.0	1.0	0.0	0.0
	5	0.5	1.0	1.9	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	6	0.5	0.5	1.9	4.5	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Diptera	1	1.0	8.3	12.1	9.0	26.0	6.8	16.8	40.0	1.0	8.0	3.2	3.0
	2	4.0	0.5	0.9	3.4	13.0	3.0	14.0	4.0	4.0	0.0	4.3	6.0
	3	7.0	4.1	4.7	4.5	11.0	9.0	11.2	12.0	3.0	3.0	4.3	5.0
	4	2.5	0.0	2.8	7.5	22.0	8.0	12.1	2.0	0.0	2.0	2.2	1.0
	5	7.5	2.6	6.5	0.0	12.0	17.0	19.6	21.0	2.0	4.0	3.2	0.0
	6	3.5	4.7	12.1	15.8	14.0	10.0	14.0	8.0	7.0	10.0	6.5	3.0
Hymenoptera	1	4.0	1.6	1.9	6.0	0.0	1.1	0.9	5.0	3.0	0.0	1.1	3.0
	2	1.0	2.1	4.7	2.3	3.0	5.0	5.6	6.0	4.0	3.0	2.2	0.0
	3	3.0	1.0	3.7	0.0	0.0	0.0	3.7	5.0	7.0	5.0	3.2	4.0
	4	1.0	1.0	1.9	1.5	3.0	3.0	0.0	4.0	3.0	2.0	4.3	2.0
	5	1.0	1.0	3.7	0.0	4.0	6.0	0.0	4.0	2.0	4.0	2.2	0.0
	6	4.5	1.6	11.2	0.0	5.0	0.0	3.7	3.0	2.0	1.0	0.0	1.0
Hymenoptera aptera	1	1.0	1.6	2.8	0.0	2.0	0.0	0.0	12.0	5.0	6.0	6.5	1.0
	2	2.0	3.6	1.9	0.0	0.0	1.0	0.9	3.0	12.0	8.0	5.4	4.0
	3	2.5	0.5	0.9	0.0	0.0	4.0	0.0	5.0	2.0	0.0	2.2	0.0
	4	3.0	3.1	3.7	0.0	2.0	3.0	0.9	4.0	3.0	4.0	3.2	1.0
	5	2.5	2.1	4.7	0.0	0.0	6.0	0.0	12.0	11.0	4.0	3.2	0.0
	6	1.5	1.0	0.9	3.4	3.0	0.0	0.9	8.0	3.0	8.0	5.4	2.0
Formicidae	1	304.5	149.8	369.6	49.5	66.0	42.8	86.8	266.0	501.0	449.0	560.0	202.0
	2	377.5	187.7	506.8	83.3	80.0	51.0	116.7	229.0	338.0	250.0	200.3	129.0
	3	176.5	118.7	84.9	27.0	33.0	42.0	62.5	75.0	122.0	121.0	147.5	74.0
	4	845.5	374.4	84.0	69.0	47.0	56.0	55.1	147.0	138.0	173.0	87.2	98.0
	5	455.0	156.1	114.8	52.2	51.0	72.0	107.3	308.0	509.0	283.0	232.6	113.0
	6	171.0	95.9	846.5	94.5	83.0	79.0	98.9	152.0	655.0	625.0	630.0	431.0
Larvae	1	2.0	12.4	100.8	34.5	13.0	6.8	12.1	18.0	7.0	13.0	1.1	7.0
	2	5.5	8.3	4.7	1.1	6.0	9.0	16.8	13.0	11.0	5.0	2.2	1.0
	3	6.5	11.4	8.4	0.0	10.0	8.0	4.7	13.0	11.0	0.0	0.0	5.0
	4	6.0	5.7	3.7	3.0	7.0	8.0	4.7	16.0	6.0	9.0	0.0	4.0
	5	3.5	9.3	14.0	0.0	8.0	16.0	15.9	26.0	34.0	16.0	9.7	2.0
	6	9.5	13.0	28.9	3.4	10.0	4.0	21.5	41.0	41.0	24.0	16.2	6.0
Gastropoda	3	0.0	1.0	0.0	9.0	0.0	3.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	4	0.0	0.0	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	5	0.0	0.5	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	6	1.0	3.1	0.9	2.3	2.0	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0