

## DINÁMICA ESTACIONAL DE LA DIVERSIDAD DE INVERTEBRADOS EPIGEOS EN EL ENCLAVE SEMIÁRIDO DE LAGUNILLAS, MÉRIDA, VENEZUELA

Seasonal dynamics of epigean invertebrate diversity along the semiarid enclave of  
Lagunillas, Mérida, Venezuela

*Valeria Chacón<sup>1</sup>, María Evelyn Escalona-Cruz<sup>2</sup>, Zaira Briceño<sup>2</sup>, Alba Díaz<sup>3</sup>,  
Jaime Péfaur<sup>3</sup>, Dirk Thielen<sup>4</sup>, Guillermo Bianchi<sup>1</sup>*

### Resumen

En Venezuela se han realizado pocos estudios sobre los factores que determinan los patrones de riqueza y diversidad de invertebrados epigeos en ambientes xerofíticos. Analizamos la variación de la diversidad de invertebrados epigeos en función de la altitud y la temporalidad en el enclave semiárido de Lagunillas-Mérida, desde noviembre de 1981 hasta enero de 1983, mediante el uso de trampas Barber, ubicadas a 422, 522, 646, 763 y 961 msnm. Se calculan los números de Hill y se compara la diversidad alfa utilizando los intervalos de confianza al 95% del estimador Shannon-Wiener. Se colectaron 271.053 individuos, pertenecientes a 13 taxa, dominando Hymenoptera (48,17%) y Collembola (26,58%). La mayor diversidad se observó en las estaciones de muestreo ubicadas a menores altitudes, a los 422 y 522 msnm, correspondiente a 1,61 (Intervalo de Confianza (IC)=1,60-1,62) y 1,63 (IC=1,63-1,64) respectivamente y una mínima a los 763 msnm con 1,20 (IC=1,19-1,22). En la evaluación temporal se encontró un máximo de diversidad en junio en todas las estaciones, mientras que en enero y agosto encontramos los menores valores. Se discute la posibilidad de que en esta comunidad también exista una relación entre la disponibilidad espacio/temporal del recurso hídrico y los cambios de diversidad. Este conocimiento ecológico permitirá sentar bases para comparar variaciones y determinar cambios producidos por las actividades antrópicas sobre las comunidades animales.

**Palabras Clave:** índice de Shannon-Wiener, ecosistemas semiáridos, fauna epigea, trampas Barber, números de Hill.

[1] Laboratorio de Ecología de Insectos. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Universidad de Los Andes. [2] Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Universidad de Los Andes. [3] Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. [4] Laboratorio de Ecología del Paisaje y Clima, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Correo electrónico: valeriamchacon@gmail.com

## Abstract

In Venezuela few studies have been conducted on the factors that determine the richness and diversity patterns of epigeal invertebrates in xerophytic environments. We analyzed the variation of epigeal invertebrate diversity as a function of altitude and seasonality in the semiarid enclave of Lagunillas-Mérida, from November 1981 to January 1983, using Barber traps, located at 422, 522, 646, 763 and 961 masl. Hill numbers were calculated and Alpha diversity was compared using 95% confidence intervals of the Shannon-Wiener estimator. We collected 271,053 individuals belonging to 13 taxa, with Hymenoptera (48.17%) and Collembola (26.58%) dominating. The highest diversity was observed in the sampling stations located at lower altitudes, at 422 and 522 masl, corresponding to 1.61 (CI=1.60-1.62) and 1.63 (CI=1.63 - 1.64) respectively, and a minimum at 763 masl with 1.20 (CI=1.19-1.22). In the temporal evaluation we found a maximum of diversity in June in all stations, while in January and August we found the lowest values. The possibility that in this animal community there is also a relationship between the spatial/temporal availability of water resources and changes in diversity is discussed. This ecological knowledge will allow us to establish a basis for comparing variations and determining changes produced by anthropic activities on animal communities.

**Key words:** Shannon-Wiener index, semiarid ecosystems, epigeal fauna, Barber traps, Hill numbers

## Introducción

La diversidad es uno de los principales focos de interés en la ecología de comunidades, es una propiedad que relaciona el número de individuos de cada especie con el total presente en un hábitat determinado; este valor aumenta proporcionalmente según el número de taxa por muestra y en la medida que aumenta el grado de igualdad en la distribución de la abundancia de los grupos taxonómicos (Oldeland *et al.* 2010; Chao *et al.* 2014). La diversidad se ve influenciada por factores bióticos y abióticos, aspecto observable en regiones tropicales y templadas cálidas, donde se considera que la cantidad de precipitación es el factor ambiental determinante de los patrones de

riqueza de especies (Hawkins *et al.* 2003; Parra-Tabla, 2015; Wiens *et al.* 2013; Pringle, 2016). De modo que los ecosistemas secos están caracterizados por precipitaciones limitadas y variables, lo cual se traduce en un déficit hídrico, temperaturas extremas, poca retención de humedad del suelo y una relativa baja diversidad (Chesson *et al.* 2004).

Los Artrópodos conforman el grupo que aporta la mayor contribución a la diversidad de animales en Venezuela (Aguilera *et al.* 2003). Entre ellos, algunos de los órdenes que más atención han recibido en el país son Lepidópteros, Plecópteros, Dípteros e Himenópteros y entre estos últimos destacan las comunidades de hormigas (Aguilera *et*

*al.* 2003; Pérez-Sánchez, 2007; Pérez-Sánchez *et al.* 2012, 2013; Weisz *et al.* 2017). A pesar de ello, la información relativa a los invertebrados en zonas secas sigue siendo escasa.

En los Andes venezolanos existen cuatro ecosistemas semiáridos, entre los que está el enclave semiárido de Lagunillas en el estado Mérida, también conocido como Bolsón Árido de Lagunillas. (Figueredo, 2007; Figueredo *et al.* 2010, Sosa 1991). En el caso de la fauna del enclave, los pocos estudios ecológicos realizados se han centrado principalmente en aves y murciélagos (Sosa, 1991; Soriano, 1999; Ramoni-Perazzi *et al.* 2001; Soriano y Ruiz, 2006; Rengifo *et al.* 2007), además de vertebrados epigeos (Péfaur y Pérez, 1995). La ecología de artrópodos es poco conocida en esta zona, con escasos estudios enfocados en hormigas (Ibáñez y Soriano, 2004. Pérez-Sánchez, 2007), lepidópteros diurnos (Orellana y Erazo, 2001) y avispas parasitoides de la familia Eucharitidae (Pacheco, 2013).

En este estudio, se plantea determinar la diversidad de invertebrados epigeos a lo largo de un gradiente altitudinal de 500 m en el enclave semiárido de Lagunillas, como contribución al conocimiento de la diversidad de artrópodos epigeos en zonas áridas.

## Materiales y Métodos

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el enclave semiárido de Lagunillas, municipio Sucre, estado Mérida, Venezuela, localizado aproximadamente a 30 km al suroeste de la ciudad de Mérida, entre elevaciones que van desde los 400 hasta los 1000 msnm (Tabla I). La localidad corresponde a la unidad ecológica de arbustal espinoso (Sarmiento *et al.* 1971), caracterizado por condiciones de clima seco, que presenta un régimen isotérmico con temperaturas medias mensuales que varían entre los 17 °C en el límite altitudinal superior y 25 °C en el límite altitudinal inferior, así como precipitaciones anuales que oscilan entre los 400 y 700 mm, siguiendo un patrón tetraestacional con dos picos de lluvia: abril-mayo y septiembre-octubre (Sarmiento *et al.* 1971; Ataroff y Sarmiento, 2004).

Tabla I. Altitud y coordenadas de los puntos de muestreo del estudio.

Punto de muestreo	Altitud (msnm)	Coordenadas
1	422	8°27'34.2"N, 71°31'18.4"O
2	522	8°27'45.4"N, 71°27'29.3"O
3	646	8°28'28.4"N 71°24'27.1"O
4	763	8°28'47.4"N 71°24'00.2"O
5	961	8°30'07.1"N 71°22'09.0"O

La vegetación se caracteriza por un primer estrato de 3 a 4 m con dominancia de leguminosas de los géneros *Acacia* y *Prosopis*, junto con cactáceas columnares de los géneros *Cereus*, *Pilosocereus* y *Stenocereus*. El segundo estrato tiene entre 0,5 y 2 m, donde predominan plantas de los géneros *Opuntia*, *Croton*, *Cordia* y *Jatropha*. Por último, en el estrato más bajo se encuentra predominancia de cactáceas de los géneros *Opuntia*, *Mammillaria* y *Melocactus* (Estrada y Luque, 2008).

La composición florística del enclave incluye aproximadamente 371 especies de plantas vasculares, abarcando 237 géneros y 68 familias entre las cuales se encuentran Cactaceae, Boraginaceae, Solanaceae, Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Verbenaceae, Malvaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Caesalpiniaceae, Bromeliaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae y Poaceae (Estrada y Luque, 2008).

Específicamente en los puntos de muestreo se determinó la presencia de 25 familias, entre las cuales se encuentran las mencionadas anteriormente a excepción de Cyperaceae, Bromeliaceae y Poaceae. Para una descripción más detallada ver Péfaur y Pérez (1995).

#### *Captura de artrópodos*

Los datos analizados corresponden a muestras colectadas en el estudio realizado por Péfaur y Pérez (1995). Las colectas se llevaron a cabo en diez eventos de muestreo, desde diciembre de 1981 a enero de 1983. Se instalaron cuatro trampas Barber de 20 cm de diámetro con una mezcla de alcohol (50%), formol (10%), agua (40%) y una

cucharada de detergente en polvo en cinco localidades, siguiendo un gradiente altitudinal de 500 m. Se georreferenció la ubicación de cada estación de muestreo con la ayuda de modelos de elevación digital disponibles en distintos SIGs como ASTER Global Digital Elevation Model (GDEM) Version 3 (ASTGTM), ubicándolas a 422, 522, 646, 763 y 961 msnm.

#### *Análisis de datos*

En su mayoría se clasificaron los ejemplares colectados a nivel de orden, empleando las claves Les insectes d’Afrique et d’Amérique Tropicale (Delvare y Aberlenc, 1989) y Claves para artrópodos terrestres del Neotrópico (Smith y Rosales, 1983). Además, se consideraron las categorías “larvas de la clase Insecta” y “Otros”, para aquellos individuos que no pudieron ser plenamente identificados. Luego fueron almacenadas en la Colección de Invertebrados de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Para describir la diversidad en cada localidad y a lo largo del tiempo, se escogió el índice de Shannon-Wiener incluyendo el cálculo de los intervalos de confianza por el método de percentiles (Shannon, 1948; Pla, 2006), así como los números de Hill (Hill, 1973; Chao *et al.* 2014; Roswell *et al.* 2021) mediante el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2020).

Se compara la diversidad de las comunidades evaluadas en distintos momentos y lugares, mediante inferencia basada en intervalos de confianza al 95%.

Cuando se solaparon los intervalos de los valores del índice de Shannon-Wiener para dos o más puntos de muestreo, se consideró que estos valores no difieren significativamente a un nivel de confianza del 95%, por otro lado, donde no hubo solapamiento se tomaron como distintos.

Para estimar la precipitación en diferentes puntos del enclave semiárido se utilizó la data pluviométrica perteneciente a estaciones meteorológicas formales del MARN (serie Nov 1981 / Ene 1983), provista por el Laboratorio de Ecología y Clima del IVIC, para generar un raster mediante interpolaciones IDW (Inverse Distance Weighting) y estimar los niveles de precipitación en cada localidad.

Finalmente, partiendo de la precipitación estimada a partir de la data pluviométrica para cada mes de muestreo, se tomaron las precipitaciones acumuladas en cada mes previo a las fechas de colecta y los valores resultantes del índice de Shannon-Wiener y los números de Hill, por estación de muestreo y fecha de colecta de los datos, para realizar un análisis de correlación rezagada utilizando el coeficiente de Spearman.

## Resultados

### *Abundancia relativa*

Dentro de las comunidades de artrópodos del enclave semiárido de Lagunillas, se colectó un total de 271.053 individuos, pertenecientes a los taxa Hymenoptera, Collembola, Acarina, Coleoptera, Homoptera, Araneidae, Orthoptera, Hemiptera, Isopoda, Thysanoptera,

Gastropoda (Figura 1). Los grupos más abundantes corresponden a Hymenoptera (48,17%), Collembola (26,58%), y Acarina (9,38%), mientras que el menos abundante fue Gastropoda (0,04%).

### *Números de Hill*

La Riqueza de taxa,  $N_0$ , mantuvo un valor constante de 13 taxa en todas las altitudes. Por otra parte,  $N_1$  y  $N_2$  disminuyen a  $N_1=3$  órdenes y  $N_2=2$  órdenes en 763 msnm e incrementan a  $N_1=4$  órdenes y  $N_2=3$  órdenes en 961 msnm (Figura 2). Los números de Hill,  $N_1$  y  $N_2$ , demostraron un comportamiento similar a los resultados del índice de Shannon-Wiener a lo largo del tiempo (Figuras 3B y C; Figura 4B): primero una disminución en febrero, excepto a 556 msnm donde se observa que la diversidad pasó de cuatro a seis órdenes en  $N_1$  y de tres a cuatro órdenes en  $N_2$ . Seguidamente aumenta la diversidad en todas las altitudes hacia junio, ocurre otra disminución en agosto e incrementa de nuevo hacia octubre.  $N_0$  por su parte, presenta una variabilidad más heterogénea entre puntos de muestreo a lo largo del tiempo (Figura 3A).

### *Índice de Shannon-Wiener*

En la variable altitudinal, se obtuvo los siguientes valores del índice de Shannon-Wiener:

- 1) 422 msnm=1,61 (IC=1,60-1,62)
- 2) 522 msnm=1,63 (IC=1,63-1,64)
- 3) 646 msnm=1,35 (IC=1,34-1,36)
- 4) 763 msnm=1,20 (IC=1,19-1,22)
- 5) 961 msnm=1,46 (IC=1,45-1,47)

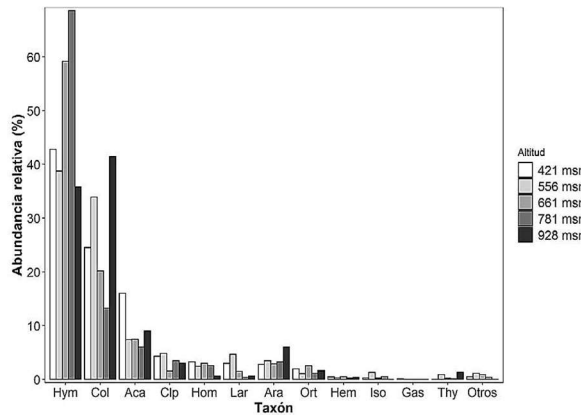


Figura 1. Abundancia relativa de los órdenes de artrópodos registrados en el enclave semiárido de Lagunillas. Hym: Hymenoptera, Col: Colembolla, Aca: Acarina, Clp: Coleoptera, Hom: Homoptera, Lar: Larvas clase Insecta, Ara: Araneidae, Ort: Orthoptera, Hem: Hemiptera, Iso: Isopoda, Gas: Gastropoda, Thy: Thysanoptera.

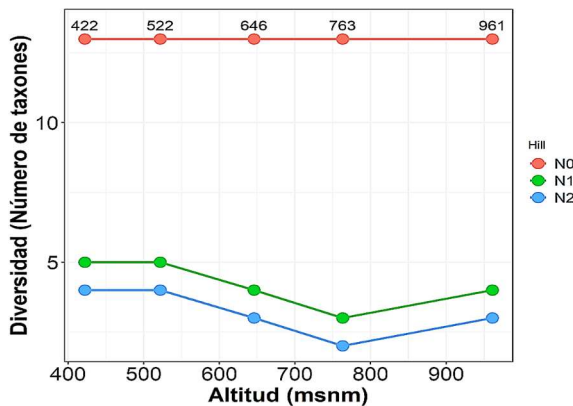


Figura 2. Números de Hill en cada punto de altitud.

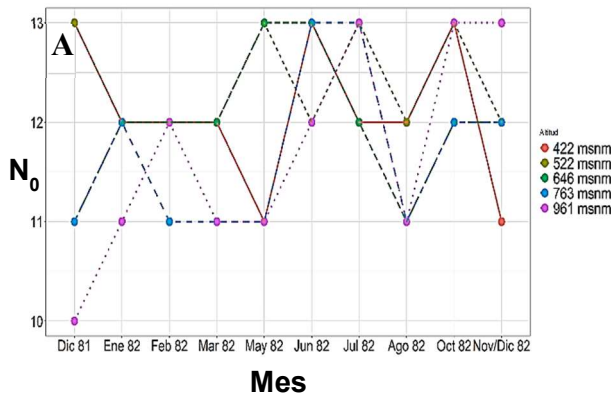


Figura 3. Números de Hill en la variable temporal. A)  $N_0$ .

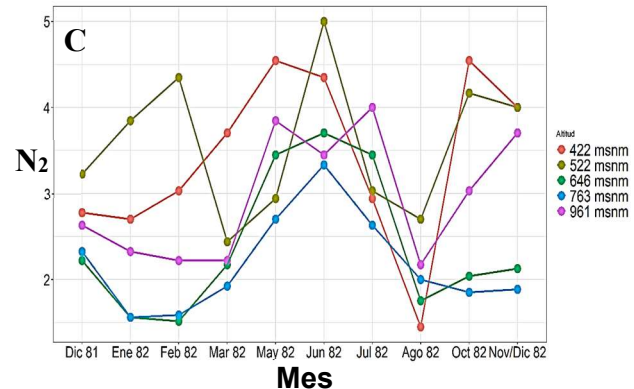
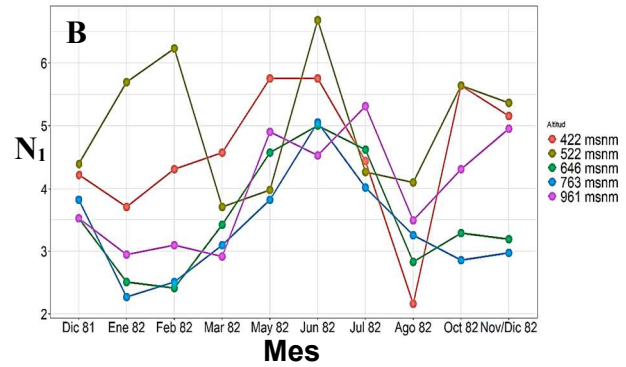


Figura 3. Números de Hill en la variable temporal. B)  $N_1$  y C)  $N_2$ .

No hay solapamiento entre los intervalos de confianza, salvo para las altitudes de 422 y 522 msnm (Figura 4A). A lo largo del tiempo se observa solapamientos entre algunos de los intervalos de confianza del índice de Shannon-Wiener en cada mes para cada punto de muestreo (Figura 4B). Pueden distinguirse cuatro tendencias generales en los valores del índice: (1) de enero a febrero hay una disminución en cuatro de las altitudes, (2) le sigue un aumento en todas las altitudes hacia junio, (3) una disminución en agosto y (4) se incrementan nuevamente hacia octubre.

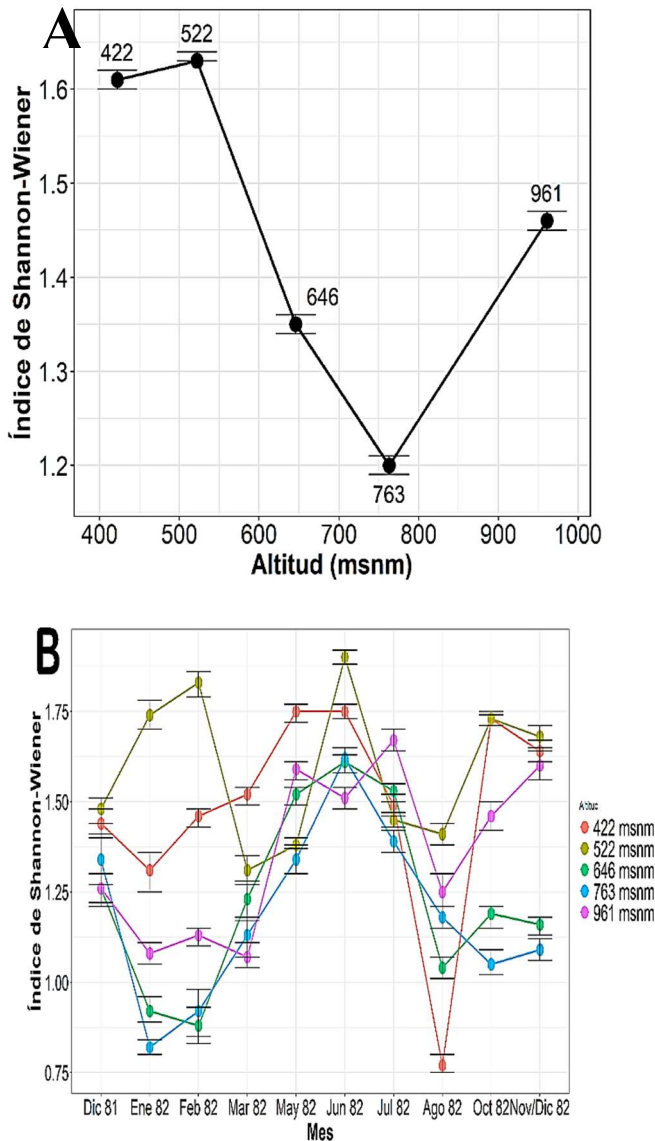


Figura 4. Valores del índice de Shannon-Wiener en los gradientes: A) Altitudinal y B) Temporal.

*Estimación de la precipitación media anual para el enclave semiárido de Lagunillas*

Las precipitaciones durante el año 1982 se distribuyeron en el patrón bimodal característico de esta unidad ecología: dos máximos relativos en abril y octubre, respectivamente (Figura 5A). Al realizar un modelo de las precipitaciones en el área de estudio para ese año, se ha obtenido que el

punto de muestreo a 422 msnm fue de 900-1000 mm; para los puntos de 646 y 763 msnm se localizó en 800-900 mm; y para los puntos de muestreo a 522 y 961 msnm se obtuvo una precipitación de 700-800 mm de lluvia en ambos casos (Figura 5B).

*Análisis de correlación rezagada*

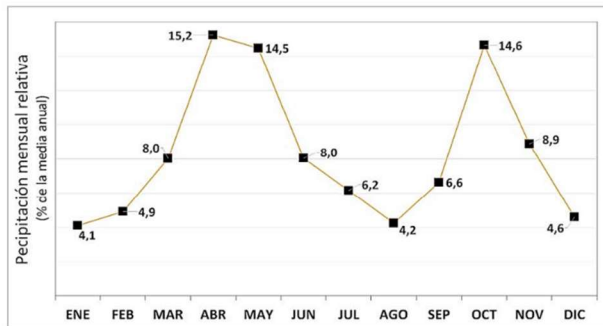
Al realizar una prueba de correlación rezagada entre los valores de diversidad de los números de Hill y las precipitaciones estimadas en el área de estudio durante 1982, N1, no mostró valores significativos ( $p > 0,05$ ) en los puntos a 422, 522 y 763 msnm, mientras que a 646 msnm el resultado fue  $r_s = 0,68$  ( $p < 0,05$ ) y a 961 msnm  $r_s = 0,86$  ( $p < 0,05$ ). En el caso de N2, no hubo unacorrelación significativa entre la precipitación y la diversidad ( $p > 0,05$ ) en 422 y 522 msnm; por el contrario, en 646 msnm se obtuvo  $r_s = 0,65$  ( $p < 0,05$ ) al igual que en 763 msnm y  $r_s = 0,79$  ( $p < 0,05$ ) en 961 msnm.

Tampoco observamos correlaciones entre el índice de Shannon-Wiener y las precipitaciones estimadas, no se encontró resultados significativos ( $p > 0,05$ ); exceptuando los valores a 961 msnm ( $r_s = 0,77$ ;  $p < 0,05$ ).

**Discusiones y Conclusiones**

Aunque el uso de las trampas Barber es común en estudios relativos a artrópodos epigeos, es necesario considerar que las tasas de captura varían según las características de cada grupo taxonómico, de manera que la abundancia relativa de los taxa dentro de una trampa no necesariamente refleja lo que ocurre

A



B

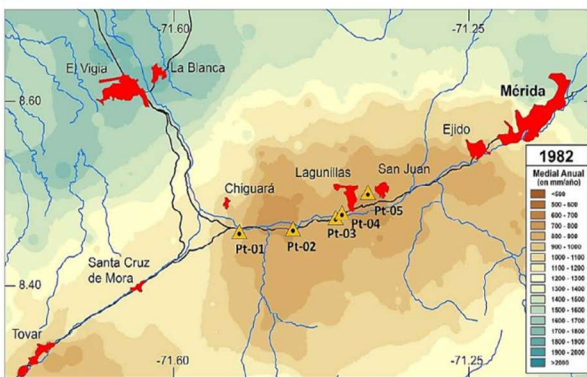


Figura 5. Precipitación estimada para el enclave semiárido de Lagunillas para 1982. A) Precipitación mensual relativa. B) Mapa de la distribución de las precipitaciones. Los puntos son equivalentes a: Pt-1: 422 msnm, Pt-2: 522 msnm, Pt-3: 646 msnm, Pt-4: 763 msnm, Pt-5: 961 msnm.

naturalmente (Woodcock, 2005), causando un sesgo de selección. La dominancia, la selección del micro hábitat de los taxa, así como el número y posicionamiento de las trampas generan un efecto importante en las abundancias de los grupos capturados (Thielen *et al.* 1997; Woodcock, 2005). Por ejemplo, la dominancia de uno de los grupos, como Hymenoptera en nuestro trabajo, provoca el aumento de la abundancia relativa y consecuente disminución de la diversidad. En nuestro estudio, la marcada dominancia de los himenópteros y la importante representación de Collembola y Acarina, es acorde con

trabajos en otras zonas áridas del mundo, incluyendo la costa desértica de Perú (Péfaur, 1981), la Caatinga en Brasil (Vasconcellos *et al.* 2010), la costa del mar Mediterráneo (Piñero *et al.* 2011; Meloni *et al.* 2020) y el desierto australiano (Kwok *et al.* 2016).

Esta concordancia podría estar relacionada a una coincidencia entre las características hídricas de las zonas de estudio. Las respuestas de los artrópodos al clima pueden variar según el hábitat y las características de los ciclos de vida de los taxa estudiados (Wolda y Broadhead, 1985; Kwok *et al.* 2016). En ambientes secos la precipitación, la heterogeneidad espacial y la estacionalidad se consideran como factores determinantes de la diversidad de artrópodos (Polis, 1991; Vasconcellos *et al.* 2010, Kwok *et al.* 2016; González-Reyes *et al.* 2017). La cobertura, la complejidad estructural de la vegetación (Gardner *et al.* 1995; Pérez-Sánchez *et al.* 2012, Meloni *et al.* 2020) y las interacciones bióticas (Kumar *et al.* 2009), influyen en los patrones de distribución espaciales y temporales de los artrópodos, por lo que deben tenerse en cuenta para disminuir el riesgo de una interpretación errónea de los patrones que ocurren naturalmente.

La influencia de estos factores ambientales sobre la diversidad se refleja en nuestro estudio del Enclave Semiárido de Lagunillas, que constituye una zona rodeada por unidades ecológicas de mayor humedad, observándose una mayor diversidad en los límites del enclave con respecto a su interior: los mayores valores de diversidad se encuentran en los extremos de nuestro



gradiente. Esto coincide con un efecto de borde en el que la diversidad incrementa al estar cerca del sector de transición entre unidades de vegetación (Harris, 1988; Molles, 2019).

Por otra parte, algunos estudios han determinado que, a lo largo de gradientes altitudinales, la precipitación no muestra un efecto consistente con la abundancia de los artrópodos, excepto cuando los cambios en la elevación están fuertemente marcados (Supriya *et al.* 2019). Esto podría ser consistente con nuestros resultados, donde las diferencias en la precipitación no fueron significativas en la mayoría de las estaciones ( $t > 0,05$ ); en nuestro gradiente de altitud de 500 m, con cambios en la elevación relativamente graduales.

Dada la relación entre la diversidad y las precipitaciones en ambientes secos, se decidió realizar una correlación rezagada entre la precipitación media anual estimada, los valores de los números de Hill y el índice de Shannon-Wiener. En general, las variaciones observadas en la diversidad de la comunidad de artrópodos epigeos no están linealmente asociados a un gradiente altitudinal o la estacionalidad dentro del área de estudio.

Esto deberá interpretarse con precaución, ya que es posible que el resultado obtenido se deba a un artefacto del método empleado para estimar las precipitaciones ocurridas durante la realización de la investigación, posiblemente a raíz de la baja potencia estadística de la prueba de hipótesis aplicada, en parte debido a que los valores de precipitación corresponden a valores

estimados. Esto podría impedir ver una relación entre los valores de los estimadores y las precipitaciones.

Los números de Hill miden directamente la diversidad como el número efectivo de especies presentes en una muestra, razón por la cual son de fácil e inmediata interpretación (Chao *et al.* 2014). Sin embargo, no cuentan con una medida de incertidumbre de la estimación.

En el caso del estimador de Shannon-Wiener, presenta ventajas y ha sido uno de los índices más perdurables en el tiempo (Kricher, 1972; Presenti *et al.* 2016), pero se ha considerado de difícil interpretación (Magurran, 2004), ya que mide el grado de incertidumbre existente acerca de la identidad taxonómica de las especies en una muestra y no directamente el número de especies con su contribución a la comunidad (Roswell *et al.* 2021), por ello no representa una medida directa de la diversidad. A su vez, se encuentra muy influenciado por la riqueza, lo que se traduce en un sesgo cuando al comparar la diversidad de dos localidades, el número de taxa es equivalente (DeJong, 1975) como ocurre en este estudio, donde en todas las localidades se encontraron exactamente los mismos grupos taxonómicos; sin embargo, el uso de intervalos de confianza en el índice de Shannon-Wiener ayuda a una interpretación más acertada de los resultados, a la par que proporciona una referencia estadística (Magurran, 2004; Pla, 2006) para realizar pruebas de hipótesis, haciéndolo una medida estadísticamente comparable.

Al considerar que los patrones de diversidad se ven altamente influenciados por la escala, tanto espacial como temporal (Cueto, 2006; González-Megías *et al.* 2007), se recomienda realizar futuras investigaciones con muestreo a múltiples escalas, teniendo en consideración abarcar la estructura de la vegetación y las variaciones de las condiciones ambientales en cada sitio de muestreo, especialmente a lo largo de un mayor intervalo temporal y espacial. Así mismo, es posible que, al evaluar la relación entre diversidad y precipitación, cuyos datos sean tomados en campo y a lo largo de un mayor gradiente altitudinal, se logre evidenciar una correlación positiva entre las dos variables. De esta manera se puede dar cuenta de una mayor amplitud de comportamientos de la comunidad de artrópodos en el área de estudio.

La elección de los estimadores de la diversidad empleados contribuye a dilucidar el comportamiento de las comunidades estudiadas; resulta un complemento entre la estimación por intervalo de confianza de Shannon-Wiener que le atribuye la característica de ser estadísticamente comparable y la facilidad en la interpretación de los números de Hill, permitiendo la interpretación de comparaciones espaciales y temporales de la diversidad, más acertadas.

## Referencias

Aguilera M. y Pérez-Hernández R. 2003. Distribución geográfica de la fauna venezolana. En Aguilera, M., eds. Biodiversidad en Venezuela. Tomos I y II. Fundación Empresas Polar, Ministerio de

Ciencia y Tecnología. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (Fonacit). Caracas. pp. 576-615.

Ataroff, M. y Sarmiento, L. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. In La Marca, E., Soriano, P., eds. Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida. pp. 9-26.

Chao, A., Gotelli, N., Hsieh, T., Sander, E., Ma, K., Colwell, R, and Ellison, A. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(1): 45-67.

Chesson, P., Gebauer, R., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M., Sher, A., Novoplansky, A. and Weltzin, J. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141(2): 236-253.

Cueto, V. 2006. Escalas en ecología: su importancia para el estudio de la selección de hábitat en aves. *El Hornero* 21(1): 1-13.

DeJong, T. 1975. A Comparison of the three diversity indices based on their components of richness and evenness. *Oikos* 26(2): 222-227.

Delvare, G. et H. P. Aberlenc. 1989. Les Insectes d'Afrique et d'Amérique Tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles. Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement. Montpellier. 302 p.

- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. 2020. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Estrada, J. y Luque, R. 2008. Caracterización florística del bolsón árido de Lagunillas, Andes venezolanos (Resumen). In: III Congreso Internacional sobre ecosistemas secos. Santa Marta, Colombia. pp. 194-195.
- Gardner, S., Cabido, M., Valladares, G., and Díaz, S. 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science* 6(3): 349-356.
- González-Megías, A., Gómez, M. and Sánchez-Piñero, F. 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography* 30(1): 31-41.
- González-Reyes, A., Corronca, J. and Rodríguez-Artigas, S. 2017. Changes of arthropod diversity across an altitudinal ecoregional zonation in Northwestern Argentina. *PeerJ*, 5: e4117.
- Harris, L. D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity. *Conservation Biology* 2(4): 330-332.
- Hawkins, B., Field, R., Cornell, H., Currie, D., Guégan, J., Kaufman, D., Kerr, J., Mittelbach, G., Oberdorff, T., O'Brien, E., Porter, E. and Turner, J. 2003. Energy, water, and broad scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2): 427-432.
- Ibáñez, J. y Soriano P. 2004. Hormigas, aves y roedores como depredadores de semillas en un ecosistema semiárido andino de Venezuela. *Ecotropicos* 17: 38-51.
- Kricher, J. C. 1972. Bird species diversity: The effect of species richness and equitability on the diversity index. *Ecology* 53(2): 278-282.
- Kumar, A., Longino, J., Colwell, R. and O'Donnell, S. 2009. Elevational patterns of diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in Costa Rica. *Biotropica* 41(3): 338-346.
- Kwok, A., Wardle, G., Greenville, A. and Dickman, C. 2016. Long-term patterns of invertebrate abundance and relationships to environmental factors in arid Australia. *Austral Ecology* 41(5): 480-491.
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. 1st edition, Blackwell Publishing. Victoria, Australia. 132 pp.
- Meloni, F., Civieta, B., A Zaragoza, J., Moraza, L. M. and Bautista, S. 2020. Vegetation pattern modulates ground arthropod diversity in semi-arid mediterranean steppes. *Insects* 11(1): 59.

- Molles, M. 2019. Ecology, concepts & applications. 8th Edition, McGraw-Hill Interamericana, New York. 571 p.
- Oldeland, J. Dreber, N. and Welsus, D. 2010. Diversity measures in comparative rangeland studies: application and advantages of species abundance distribution and diversity profiles. *Environmental Science* 31: 50-66.
- Orellana, A. M. y Erazo, M. C. 2001. Lepidópteros diurnos (Castnioidea, Papilionoidea, Hesperioidea) del enclave semiárido de Caparú, Lagunillas, Estado Mérida, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 59(152): 121-132.
- Pacheco, R. 2013. Incidencia de avispas parasitoides (Hymenoptera: Eucharitidae) en hormigueros del enclave de Lagunillas, Mérida: análisis exploratorio. Congreso venezolano de Ecología, Mérida, Venezuela. p 799.
- Parra-Tabla, V. 2015. Ecología y evolución de las interacciones bióticas del Val E. & Boege K. *Revista de Biología Tropical* 63(1): 313-317.
- Péfaur J. y Pérez R. .1995. Zoogeografía y variación espacial y temporal de algunos vertebrados epigeos de la zona xerófila de la cuenca media del río Chama, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 8(1-2): 15-38.
- Péfaur, J. 1981. Composition and phenology of epigeic animal communities in the Lomas of southern Peru. *Journal of Arid Environments* 4: 31-42.
- Pérez-Sánchez, A. 2007. Composición y estructura del ensamblaje de hormigas en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida-Venezuela. Tesis Licenciatura. Universidad de Los Andes, Mérida. 94 p.
- Pérez-Sánchez, A. J., Lattke, J. and Vilorio, A. L. 2013. Patterns of ant (Hymenoptera: Formicidae) richness and relative abundance along an aridity gradient in Western Venezuela. *Neotropical Entomology* 42(2): 128-136.
- Pérez-Sánchez, A. Lattke, J. y Vilorio, A. 2012. Composición y estructura de la fauna de hormigas en tres formaciones de vegetación semiárida de la península de Paraguaná, Venezuela. *Interciencia* 37(7): 506-514.
- Piñero, F., Tinaut, A., Aguirre-Segura, A., Miñano, J., Lencina, J. L., Ortiz-Sánchez, F. and Pérez-López, F. 2011. Terrestrial arthropod fauna of arid areas of SE Spain: Diversity, biogeography, and conservation. *Journal of Arid Environments* 75(12): 1321-1332.
- Pla, L. 2006. Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la Riqueza. *Interciencia* 31(8): 583-590.
- Polis, G. 1991. Desert communities: an overview of patterns and processes. *The ecology of desert communities* 456: 1-26.
- Pringle, E. 2016. Orienting the interaction Compass: Resource availability as a major driver of context dependence. *PLOS Biology* 14(10): e2000891.

- Ramoni-Perazzi, P., Bianchi-Peréz G., Araujo R., Barrera, M. y Molina M. 2001. Las aves del enclave semiárido de lagunillas, cordillera de Mérida, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 21(3): 1-10.
- Rengifo, C., Naranjo, M. and Soriano, P. J. 2007. Fruit consumption by birds and bats on two species of columnar cacti in a semi-arid Andean enclave of Venezuela. *Caribbean Journal of Science* 43(2): 254-259.
- Roswell, M., Dushoff, J. and Winfree, R. 2021. A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos* 130(3): 321-338.
- Sarmiento, G., Monasterio, A., Azócar, E., Castellano y J. Silva. 1971. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. *Vegetación Natural*. Oficina de Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Universidad de Los Andes, Mérida. 84 p.
- Shannon, C. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27(3): 379-423.
- Smith, R. F. y Silva, G. 1983. *Claves Para Artrópodos Terrestres Del Neotrópico*. Universidad Centro Occidental "Lisandro Alvarado". Barquisimeto. 334 p.
- Soriano, P. J. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 12(2): 91-100.
- Soriano, P. J. and Ruiz, A. 2006. A functional comparison between bat assemblages of Andean arid enclaves. *Ecotrópicos* 19(1): 1-12.
- Sosa, M. 1991. Relaciones ecológicas entre el Murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en el bolsón árido de Lagunillas. Tesis Lic. Universidad de Los Andes. Mérida. 106 p.
- Supriya, K., Moreau, S., Sam, K. and Price, T. 2019. Analysis of tropical and temperate elevational gradients in arthropod abundance. *Frontiers of Biogeography* 11(2): 1-11.
- Thielen, D., Arends, A., Segnini, S. and Fariñas, M. 1997. Food Availability and population dynamics of *Marmosa xerophila* Handley and Gordon 1979 (Marsupialia: Didelphidae). *Zoocriaderos* 2(2): 1-15.
- Vasconcellos, A., Andreatze, R., Almeida, A., Araujo, H., Oliveira, E. and Oliveira, U. 2010. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54(3): 471-476.
- Weisz, M., Pérez-Sánchez, A. y Nassar, J. 2017. Mirmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) del complejo semiárido Falcón - Lara, Venezuela. *Árido-Ciencia* 2(2): 11-19.
- Wiens, J., Kozak, K. and Silva, N. 2013. Diversity and niche evolution along aridity gradients in North American lizards (Phrynosomatidae). *Evolution* 67(6): 1715-1728.

Wolda, H. and Broadhead. E. 1985. Seasonality of Psocoptera in two tropical forests in Panama. *Journal of Animal Ecology* 54(2): 519-530.

Woodcock, B. 2005. Pitfall trapping in ecological studies. In Leather, S., ed. *Insect sampling in forest ecosystems*. Blackwell Science Ltd. pp. 37-57.