

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Estructura de la comunidad de arañas tejedoras
(Arachnida:Araneidae) a lo largo de un gradiente altitudinal en los
Andes nor-orientales ecuatorianos**

Gabriel Muñoz A.

Diego Cisneros Msc., Director de Tesis

Tesis de grado presentada como requisito
para la obtención del título de BSc. en Biología

Quito, 25 de mayo de 2013

**Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

HOJA DE APROBACION DE TESIS

**“Estructura de la comunidad de arañas tejedoras
(Arachnida:Araneidae) en una gradiente altitudinal en los Andes
Nor-Orientales Ecuatorianos**

Freddy Gabriel Muñoz Acevedo

Diego Cisneros Heredia MSc.
Director de Tesis

Stella de la Torre Ph.D.
Miembro del Comité de Tesis

Andrea Encalada Ph.D
Miembro del Comité de Tesis

Diego Cisneros Heredia Msc.
Coordinador del Área

Stella de la Torre Ph.D.
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

Quito, Mayo 2013.

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído la Política de Propiedad Intelectual de la Universidad San Francisco de Quito y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo de investigación quedan sujetos a lo dispuesto en la Política.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma:

Nombre: Freddy Gabriel Muñoz Acevedo
C. I.: 1716267107

Fecha:

Agradecimientos:

Un especial agradecimiento a mis padres, a mi director y participantes del comité de tesis: Diego Cisneros, Stella de la Torre, Andrea Encalada, Esteban Suarez.

Un agradecimiento sincero (en orden alfabético) a:

Alejandro Montalvo, Alicia Franco, Ana Eguiguren, Andrea Salcedo, Andrea Vaca, Angel Tanguila, Belén Anchaluisa, Carlos Valle, Carolina Sampedro, Cesar Zambrano, Cindy Garces, Cristina Salgado, Daniela Larriva, Dayana Vega, Diana Ochoa, Dra. Miriam Moposita, Edgar Guerron, Eli Montenegro, Ernesto Villacís Perez, Esteban Acevedo, Fabian Dajauskat, Guango Lodge, Gunther Reck, Gustavo Zambrano, Harold Grenney, Hugo Jati, Irene Jaramillo, José Simbaña, Juan de Dios Morales, Juan José Guadalupe, Julieta Umaña, Maja Celinskak, Maria José Troya, Mateo Dávila, Ministerio de Ambiente Ecuatoriano, Natalia Quiroz, Nicole Acosta, Pablo Riera, Paul Bazante, Paula Gatica, Programa Chancellor Grants-USFQ, REA, René Parra, Rosita Bayas, Sandra Morocho, Sara Carranco, Sara Franco, Shady Heredia, Sonia Zapata, Sra. Susana, Universidad San Francisco de Quito, Vlastimil Zak, Yanayacu Biological Station.

Quienes me ayudaron de una manera u otra y sin Uds. el presente trabajo no hubiese sido posible.

Seguramente me olvido de alguien más, y desde ya pido mis más sinceras disculpas.

Resumen:

Se colectaron arañas tejedoras en siete locaciones, en un rango altitudinal de 1000 a 2800m en un transecto de 54Km en bosques primarios en los flancos nor-orientales de los Andes ecuatorianos. En total se registraron 118 morfoespecies, las cuales la mayoría son especies no descritas. Hay una relación significativa entre la abundancia, riqueza y diversidad de especies con la altitud disminuyendo el número de individuos y especies de arañas tejedoras cuando la altitud incrementa. La mayoría de las especies colectadas (70%) son restringidas para un solo piso altitudinal. Cada piso altitudinal presenta una composición única de especies con no más del 43% de similitud entre comunidades. Los análisis de grupos (UPGMAs) y análisis de escalamiento multidimensional (MDS) muestran una diferenciación entre las comunidades de zonas pie-montanas con las de zonas montanas y montano altas. Los bosques pie-montanos a 1000m y 1300m son las locaciones más diversas con el 52% del total de las especies registradas para este estudio, pero también son las zonas más deforestadas de los Andes orientales y casi no tienen protección del Sistema Nacional de Áreas Protegidas.

Palabras clave. Arañas tejedoras, Andes orientales, bosques nublados, gradientes altitudinales.

Abstract.

Orb—weaving spiders were sampled at seven sites, ranging from 1000m to 2800m, along a 54Km transect in primary forests in the North-eastern slopes of the ecuadorian Andes. The collection effort yielded 118 morphospecies in which the majority of species remain undescribed. There was a significant relationship between abundance, species richness and species diversity with altitude with the number of orb-weaving spiders individuals and species declining when altitude increases. The majority of species (70%) were restricted to only one altitudinal site. Every altitudinal site has a unique composition of species, with no more than 43% of similarity between communities. Cluster analysis (UPGMAs) and Multidimensional Scaling Analysis (MDS) show a differentiation between communities of foot-hill areas from montane and upper-montane areas. Foot-hill forests at 1000 and 1300 m. are the most diverse locations with 52% of all the species recorded but also are the most deforested zones in the Eastern Andes and have almost no protection from the National System of Protected Areas.

Keywords. Orb-weaving spiders, eastern Andes, cloudforests, altitudinal gradients.

Tabla de contenidos

| | |
|--|----|
| Introducción..... | 7 |
| Metodología..... | 15 |
| Área de Estudio | 15 |
| Descripción de los sitios de colección..... | 16 |
| Métodos de colección de especímenes | 19 |
| Esfuerzo de muestro | 20 |
| Metodología para la obtención de datos de Temperatura y Estacionalidad | 21 |
| Identificación y clasificación de especímenes en laboratorio | 22 |
| Análisis de diversidad alfa..... | 23 |
| Análisis de diversidad beta..... | 23 |
| Análisis estadístico | 24 |
| Resultados..... | 25 |
| Diversidad alfa..... | 25 |
| Morfología de las redes | 27 |
| Diversidad beta..... | 28 |
| Datos originales de colección..... | 28 |
| Asumiendo distribuciones continuas | 29 |
| Conclusiones: | 30 |
| Diversidad alfa..... | 30 |
| Morfología de las redes | 31 |
| Diversidad beta | 32 |
| Discusiones..... | 34 |
| Diversidad..... | 34 |
| Biogeografía | 36 |
| Conservación | 37 |
| Figuras | 40 |

Lista de figuras

- **Figura 1.** Distribución de los Bosques Montanos Nublado Tropicales
- **Figura 2.** Temperaturas promedio diaria, y para horas de colección del día y noche en la gradiente altitudinal para el año 2010.
- **Figura 3.** Ubicación de las localidades de muestreo y las estaciones meteorológicas Papallacta y Sierra Azul, a lo largo de la gradiente altitudinal.
- **Figura 4.** Patrones de precipitación para de las estaciones meteorológicas de Papallacta y Sierra Azul.
- **Figura 5.** Morfología característica de la redes de arañas tejedoras
- **Figura 6.** Disposición de los ojos en arañas pertenecientes a la familia Araneidae
- **Figura 7.** Abundancia cumulativa de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal.
- **Figura 8.** Abundancia promedio (especímenes/transecto) +/- D.E de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal
- **Figura 9.** Comparación entre los valores de abundancia cumulativa de arañas tejedoras para horas de colección en el día \blacklozenge y noche \blacksquare
- **Figura 10.** Número de morfo especies a lo largo de la gradiente altitudinal.
- **Figura 11.** Número de especies únicas a lo largo de la gradiente altitudinal.
- **Figura 12.** Medidas de las redes: Número de radios (a), altitud desde el suelo (b), y diámetro de la red (c) y su relación con la altitud.
- **Figura 13.** Equidad de las comunidades de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal.
- **Figura 14.** Diversidad de morfo especies a lo largo de la gradiente altitudinal:
- **Figura 15.** Análisis de grupos (UPGMA) usando el índice de similitud de Jaccard para las comunidades a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 1)

- **Figura 16.** Escalamiento multidimensional (MDS) mostrando las relaciones entre las comunidades de arañas tejedoras (Tratamiento 1).
- **Figura 17.** Análisis de grupos (UPGMA) usando el índice de similitud de Jaccard para las comunidades a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 2)
- **Figura 18.** Escalamiento multidimensional (MDS) mostrando las relaciones entre las comunidades de arañas tejedoras (Tratamiento 2).
- **Figura 19:** Correlación entre la Distancia geográfica entre locaciones y la similitud entre ellas (Tratamiento 1)
- **Figura 20.** Correlación entre la Distancia geográfica entre locaciones y la similitud entre ellas (Tratamiento 2)
- **Figura 21.** Curvas de acumulación de especies
- **Figura 22.** Áreas protegidas alrededor de la zona de estudio
- **Figura 23.** Límites de la zona pie-montana dentro del área de estudio
- **Figura 24.** Remanentes de Bosques Montanos Nublado Tropicales en Ecuador.
- **Figura 25.** Áreas protegidas en los BMNTs del Ecuador.
- **Figura 26.** Perfil altitudinal de la zona de estudio.
- **Figura 27.** Límites de remanentes de BMNTs en Ecuador y su relación con la curva de nivel a 1600msnm

Introducción

El efecto que tiene la altitud sobre la biodiversidad ha llamado la atención de biogeógrafos desde la época de las primeras expediciones de Alexander Humboldt y Aimé Bonpland a los Andes sudamericanos (Humboldt y Bonpland, 1805). Históricamente, los gradientes latitudinales y altitudinales en diversidad, fueron consideradas como respuestas directas a los cambios climáticos del ambiente e interacciones energéticas entre los ambientes (Lomolino, 2001). Adicionalmente, investigaciones recientes establecen un vínculo entre la teoría de biogeografía de islas de MacArthur (MacArthur, 1972) con la ecología de montañas, debido a la similitud de condiciones prevalentes para los dos tipos de ecosistemas (área geográfica pequeña, aislamiento, heterogeneidad espacial restringida) (Chatzaki, *et al.*, 2005).

Los Bosques Montanos Nublado Tropicales (BMNT) son ecosistemas de bosque que ocupan una estrecha área en el Neotrópico. La distribución espacial de los BMNT no es conocida con total exactitud (Stadmuller, 1987; Hamilton *et al.*, 1995) (Mulligan y Colaboradores, 2010; Bruinjnzeel *et al.*, 2011); sin embargo, se estima que aproximadamente, el total de los BMNT comprenden alrededor del 9-11% del total de los bosques tropicales (Doumenge, *et al.*, 1995).

Los BMNT son bosques de tierras altas encontrados entre elevaciones de 1000 y 3300 msnm, con una mayor ocurrencia entre los 1200 y 2500 msnm (Figura 1) (Stadmuller, 1987; LaBastille y Pool, 1978; Hamilton, *et al.*, 1995). Se caracterizan por una constante cobertura de nubes al nivel de la vegetación provocando que este tipo de ecosistemas mantenga niveles elevados de humedad a lo largo del año (Hamilton *et al.*, 1995). Así mismo los BMNT se caracterizan por tener una alta proporción de su biomasa

como epífitas (briofitas, líquenes, helechos membranosos) y una reducción en el número de plantas trepadoras leñosas a comparación con los bosques lluviosos de tierras bajas. La biodiversidad en términos de especies de árboles, arbustos y especialmente epífitas es alta, (teniendo en consideración su extensión geográfica reducida) por ejemplo hasta 300 especies de plantas pueden encontrarse en una sola hectárea (Hamilton *et al.*, 1995).

La topografía compleja de la región en donde se encuentran los BMNT contribuye a la creación de una variedad de hábitats distintos (WWF, 2012), por lo que las tasas de endemismo en estos bosques es bastante alta. En el Neotrópico, la fauna que se encuentra en los BMNT difiere sustancialmente entre las vertientes oriental y occidental de los Andes y muchas especies se encuentran restringidas a una sola cumbre (WWF, 2012). Más de un tercio de las aves endémicas en el mundo se encuentran en los BMNT (Bruinjnzeel, *et al.*, 2011).

Las condiciones abióticas del ecosistema, tales como temperatura, precipitación, humedad y factores del suelo, varían con los cambios en la altitud (Tanner, 1977; Flenley, 1995; Krashevskaya, *et al.*, 2010) y a consecuencia de la variación de todos estos factores también cambia la riqueza de especies (i.e. número de especies) (Krashevskaya, *et al.*, 2010). Se ha descrito una relación negativa entre la altitud y la riqueza de especies (Chatzaki, *et al.*, 2005; Lomolino, 2001; Lawton, *et al.*, 1987), pero estos cambios no siempre siguen un patrón negativo con la altitud y varían de un grupo taxonómico a otro. En protozoarios, epífitas y en algunas familias de polillas se han encontrado puntos de diversidad máxima a los 2000msnm (Krashevskaya, *et al.*, 2010; Lomolino, 2001; Gentry, 1988; Brehm, *et al.*, 2003). A pesar de que no se puede generalizar uno u otro patrón, es muy probable que estos varíen de acuerdo a las características fisiológicas y ecológicas únicas para cada grupo. Es así que la mayoría de los estudios realizados en gradientes altitudinales en bosques

montanos muestran un incremento en la riqueza de especies conforme disminuye la altitud (Bruinjnzeel *et al.*, 2011).

Lawton, *et al.*, (1987) atribuye los efectos de la elevación sobre la riqueza de las especies a los siguientes factores: 1) reducción de la productividad con incremento en la elevación; 2) reducción del área potencial de ocupación; 3) reducción en la diversidad de recursos; y 4) condiciones climáticas más severas e impredecibles. Dos fenómenos adicionales han sido relacionados con el efecto negativo de la altitud sobre la riqueza de las especies, siendo el primero el “efecto del dominancia media” (Colwell y Less, 2000) también llamado “efecto del ecotono” (Lomolino, 2001) que es la presencia de picos de riqueza de especies en elevaciones medias debido a un aumento en el solapamiento de los rangos de las especies hacia el centro de un área (Colwell y Less, 2000; Lomolino, 2001). Rahbeck (1995) encuentra que aproximadamente la mitad de los estudios muestran un decrecimiento continuo de la riqueza conforme al aumento en la elevación, mientras que en la otra mitad se observan picos de riqueza a elevaciones medias. A pesar de que en un inicio se propuso que estos picos podrían deberse a sesgos del muestreo (Wolda, 1987), actualmente existe suficiente evidencia que soporta la veracidad de estos incrementos en las curvas de riqueza (Grytnes y Vetaas, 2002; Brehm *et al.*, 2003).

El segundo factor es el llamado “efecto de rescate” (Brown y Kodric-Brown, 1977) que se produce debido a que existe una menor probabilidad de que una población a mayores elevaciones sea “rescatada” por individuos que se dispersen desde otras zonas, en comparación a poblaciones que existen en elevaciones bajas. Es decir la riqueza de las especies es mayor en altitudes bajas debido a que las especies de zonas altas son más aptas a colonizar nuevos hábitats a elevaciones menores ya que estas presentan una mayor tolerancia a cambios ambientales, mientras que las especies de elevaciones bajas, no

pueden expandir su distribución a zonas sobre sus límites altitudinales. Por lo cual existe una mayor tasa de emigración de las especies de zonas altas a zonas bajas y no de manera contraria (Stevens, 1992). Esto significa que la tasa de extinción de las especies y el aislamiento de las poblaciones se incrementa conforme se incrementa la elevación, en contraste con las tasas de inmigración, la cual decrece cuando la elevación aumenta (Stevens, 1992; Lomolino, 2001).

En artrópodos, ambos patrones se han observado (Otto y Svensson, 1982; McCoy, 1990; Fisher, 1996; Sanders, 2002; Brehm, Sussenbach, y Fiedler, 2003; Hodkinson, 2005), siendo el patrón de picos el más pronunciado o predominante, especialmente en insectos tales como Coleoptera, Homoptera y Hemiptera, al ser estos los grupos taxonómicos en los cuales más se han enfocado los estudios (McCoy, 1990). En arácnidos, no existen estudios en el Neotrópico que muestren el patrón de cambio de diversidad a lo largo de gradientes altitudinales en BMNT. Sin embargo, estudios realizados en Creta y los Pirineos Franceses, muestran una relación negativa de la altitud con la diversidad (Bosmans, Maelfait, y DeKimpe, 1986; Chatzaki, Lymberlakis, Markakis, y Mylonas, 2005).

No solo la riqueza de especies exhibe variaciones altitudinales, la abundancia (i.e. número de individuos de un grupo taxonómico), cambia a lo largo de una gradiente altitudinal (Randall, 1982; Chatzaki *et al.*, 2005), estos son similares a los cambios que se producen a lo largo de su rango de distribución geográfica en donde la abundancia de individuos de una especie es mayor en el centro del rango de una especie y menor en sus bordes (Brown, 1984; Brussard, 1984). Estos patrones son altamente especie-específicos, y están relacionados con muchos factores como respuestas a cambios climáticos,

disponibilidad de recursos, presión de depredación, y competencia interespecífica (Lawton *et al.*, 1987).

A pesar de que los Andes han sido reconocidos como una zona del planeta con altas tasas de diversidad y endemismo de especies para vertebrados y plantas vasculares (hyper-hotspot según Myers, 2000) se conoce muy poco acerca de los patrones de diversidad de invertebrados y artrópodos en los BMNT andinos (Brehm *et al.*, 2003).

Los invertebrados representan un tercio de toda la biodiversidad del planeta; sin embargo, son poco conocidos (en particular en las zonas tropicales) y una gran cantidad de especies permanece sin describir (IUCN, 1983; Brown, 1991; Hodkinson, 2005). Su gran éxito evolutivo y al ser un componente principal de la biodiversidad en términos de riqueza de especies, biomasa y funciones ecológicas (IUCN, 1983) hacen de los invertebrados un grupo invaluable para conocer y entender los procesos de origen, distribución y mantenimiento de la biodiversidad, y con base esta información desarrollar estrategias de conservación (Brown, 1991).

Investigaciones a gran escala y detalle sobre gradientes altitudinales en invertebrados han sido enfocadas en pocos grupos taxonómicos tales como las polillas de la familia Geometridae, macroinvertebrados asociados a fitotelmatas, y macroinvertebrados acuáticos (Brehm *et al.*, 2003; Hilt y Fiedler, 2005; Creedy, 2012). No se han realizado estudios que expliquen las relaciones entre la altitud, la diversidad y la abundancia de especies en arañas en BMNT. Los escasos estudios que existen para este grupo se han concentrado en ecosistemas montañosos en latitudes altas (Otto y Svensson 1982; Bosmans *et al.*, 1986; Maurer y Hanggi, 1991; Mayer y Thaler, 1995). Para arañas, los estudios en BMNT ecuatorianos se han limitado a descripciones taxonómicas y extensiones de distribución (Levi, 2002 y referencias dentro del artículo).

Entender los patrones de distribución espacial de las especies en relación a diferentes hábitats, ha sido un problema recurrente en las ciencias ecológicas (Jankowski *et al.*, 2009). Los BMNT tienen faunas diversas con muchas especies coexistentes dentro de diferentes zonas climáticas y biogeográficas y con una tasa alta de recambio de especies entre distintas zonas o hábitats (Jankowski *et al.*, 2009). En la década de 1960, se propuso que la diversidad total en una región no se compone por el número total de especies en dicha región, pero es el resultado de la suma de la diversidad de las locaciones que puedan existir dentro de la región (diversidad alpha) y la diferencia entre la composición de especies que conforman esa región (diversidad beta) (Whittaker *et al.*, 2001). En conjunto estos dos parámetros nos permiten tener un acercamiento más real para medir la biodiversidad existente en una región determinada.

En gradientes ambientales, una diversidad beta alta refleja una alta tasa de especialización de hábitat de las especies presentes en una región, la diversidad beta nos permite entender patrones entre la relación existente entre la diversidad regional y local (Jankowski *et al.*, 2009). La diversidad beta en los trópicos es pobremente conocida, existen pocos estudios (Terborgh, 1971; Navarro, 1992; Blake y Loisselle, 2000) y menos aún para invertebrados (Brehm *et al.*, 2003). La mayoría de estudios de diversidad beta, reportan un recambio de especies conforme a cambios en la altitud.

Una mejor comprensión de la distribución espacial de las especies es importante al momento de establecer estrategias para proteger la biodiversidad de una zona, cuando la biodiversidad beta es alta, pequeñas porciones de terreno que se incorporen dentro de un área protegida traen consigo muchas especies que ayudan a mantener la viabilidad de

poblaciones locales para resistir a los cambios que se presentan debido a factores antropogénicos o variaciones climáticas (Jankowski, *et al.*, 2009)

Los Andes tropicales son un punto caliente (*hotspot*) de diversidad en el mundo, para plantas y vertebrados (Myers, 2000) y los invertebrados exhiben un mismo patrón de diversidad y endemismo en los Andes que los otros grupos taxonómicos (Hernandez-Camacho *et al.*, 1992; Fandiño-Lozano y Wyngaarden, 2005). Dentro de los invertebrados, el grupo de las arañas son responsables en gran medida de la estructura de los ecosistemas donde habitan, en especial debido a su función como depredadores tope en la cadena alimenticia de los invertebrados (Coddington y Levi, 1991; Deza y Andia, 2009). Los efectos evolutivos de las arañas no solo se reflejan en la diversidad y comportamiento de sus presas, sino que pueden amplificarse a través de cascadas tróficas afectando a los patrones de la biodiversidad (Coddington y Levi, 1991)

Como referencia, en Perú existen un total de sesenta y seis géneros y un estimado de 3000 especies de arañas (Arachnida) de las cuales alrededor de 50-80% son endémicas para el país. La mayoría de las especies endémicas de arañas para el Perú se encuentran en áreas montanas sobre los 1500 msnm (Rodriguez, 1996). Para el Ecuador, se tiene un registro de 146 especies de arañas tejedoras pertenecientes a la familia Araneidae (Vega, 2010), lo cual en realidad, debido a la diversidad encontrada en regiones neotropicales (Coddington y Levi, 1991; Levi, 2002), y al Ecuador ser uno de los países megadiversos en el planeta (Conservation International, 1998), este número posiblemente no refleja la verdadera riqueza de especies de arañas tejedoras para el país.

Estudios en arañas tejedoras son escasos y únicamente se reducen a descripciones taxonómicas repartidas sin algún orden específico por todo el país (Levi, 2002 y referencias en el artículo). Hasta la fecha no existen investigaciones que analicen a fondo la composición e interrelación de las comunidades de arañas tejedoras. La destrucción expansiva de los ecosistemas en la América Andina Tropical una de las mayores áreas con cobertura boscosa del planeta, ha creado profundos impactos en la diversidad biológica, el desarrollo cultural y social, la capacidad de recuperación de los ecosistemas naturales y agrícolas, los ciclos de los recursos naturales y los patrones generales de clima (Bruinjnzeel *et al.*, 2011). Por todas estas razones es muy necesario el desarrollo de proyectos que busquen definir y reconocer los patrones de diversidad, biogeografía y conservación de grupos taxonómicos poco conocidos como las arañas tejedoras, además la gradiente altitudinal en la cual desarrolla el estudio presentando cambios extremos de altitud en una corta distancia geográfica (54Km), y abarca la longitud total del flanco oriental de andino en el sector. La vía Papallacta-Baeza-Tena atraviesa esta gradiente, y a pesar de su cercanía a Áreas Protegidas estatales ubicadas en la zona, la presencia de la carretera hace del sector una zona vulnerable a la colonización y por ende a procesos de intervención como la deforestación. Por ello es necesario estudios que caractericen el estado actual de la gradiente y que permitan el desarrollo de monitoreos a largo plazo.

En este contexto, los objetivos de este proyecto son identificar los patrones de diversidad regional y global de la comunidad de arañas tejedoras en la gradiente altitudinal e identificar la relación que estas comunidades presentan entre sí.

Metodología.

Área de Estudio

Se seleccionaron siete locaciones a lo largo de una gradiente altitudinal en la vertiente nor-oriental de los Andes Ecuatorianos en la región centro-norte del Ecuador en el occidente de la provincia Napo, en los cantones Quijos y Archidona (Figura 3). La gradiente varía desde los 2800 msnm aprox. en la localidad más alta hasta los 1000 msnm en la localidad más baja. Cada locación tiene una separación de aproximadamente 300 metros de elevación abarcando una longitud total en línea recta medida entre las localidades de los extremos de aproximadamente 54km. Los sitios de colección a lo largo de la gradiente altitudinal de acuerdo a la clasificación propuesta por Sierra (1999), cubren un rango de 4 formaciones vegetales diferentes, estos desde la parte más alta a las más baja son: 1) Bosque SiempreVerde Montano Alto de los Andes Orientales; 2) Bosque de Neblina Montano de los Andes Orientales; 3) Bosque SiempreVerde Montano Bajo de los Andes Orientales y 4) Bosque Siempreverde Piemontano de la Amazonía.

La temperatura a lo largo de la gradiente altitudinal oscila entre los siete (7) y veintidós (22) grados Celsius, siendo las zonas más frías las partes altas de la gradiente (Parra. 2010). La disminución de la temperatura es directamente proporcional con el aumento de la altitud y se evidencia una disminución de 0.75°C por cada de 100 metros de elevación del terreno, esta relación negativa entre la altitud y la temperatura (Figura 2) se evidencia en para la media total diaria ($r^2=0.9581$; $p<0.001$), para la media del día ($r^2=0.9548$; $p<0.001$), y para la media de la noche ($r^2=0.9696$; $p<0.001$) (Parra. 2010).

La recolección de especímenes dentro de este estudio fue realizada entre los meses de septiembre y noviembre de 2012, correspondientes a la época de menor

pluviosidad en la zona, y es un factor a tomarse en cuenta para posteriores análisis de las comunidades de arañas tejedoras ya que pueden exhibir variaciones de acuerdo a la estacionalidad de su zona de ocurrencia (Cardoso *et al.*, 2007).

Descripción de los sitios de colección

Guango Lodge (0°22'49'S 78°04'00'W; 2800 msnm). Ubicada a 20m del puente del Río Guango, es una hostería especializada en el turismo ornitológico y pertenece a la familia Bustamante quienes hace más de 40 años protegieron conservando el bosque primario propio de la zona. El bosque se caracteriza por un dosel de árboles de baja y mediana estatura e irregular con una gran cantidad de musgos y plantas epífitas. Los árboles más característicos de la zona son Alisos (*Alnus acuminata*). Así mismo la presencia de parches de Bambú andino o Suro (*Chusquea spp.*) corresponden al menos a un 30-40% de la cobertura vegetal de la zona. La colección en esta zona se la realizó en el sendero “Cascada” que sube una ladera ubicada al lado derecho de la carretera, frente a la hostería.

Río Maspá (0°25'00'S 78°02'35'W; 2500 msnm). Este sitio de colección es una finca privada perteneciente al Sr. Gustavo Zambrano, la entrada a la finca está ubicada a 200m al este del puente del Río Maspá, la vegetación es similar a la encontrada en la zona más alta de Guango, pero encontrándose árboles de mayor tamaño, y con una menor cobertura de suros 25-30%. La mayor parte de la finca se encuentra en la orilla izquierda del río Papallacta, usándose la zona plana de esta propiedad como potreros para ganado lechero, sin embargo dado a la topografía de la zona, al menos de la mitad de la finca está constituida por bosque virgen, De acuerdo al Sr. Gustavo Zambrano (*com pers*), la zona en donde se recolectaron especímenes, localizada a una hora de camino hacia el bosque dentro

de la finca, no ha sido sujeta a presiones de deforestación de ningún tipo a excepción de la construcción de un sendero de aproximadamente 2mts de ancho.

Estación Biológica Yanayacu (0°35'51'S 77°53'32'W; 2200 msnm). Está localizada en las faldas del volcán Antisana, a 5km al oeste del poblado de Cosanga. El 80% del terreno de la estación está compuesto por bosques primarios, el resto de la tierra está compuesto de zonas que previamente eran potreros, pero ahora atraviesan procesos de recuperación natural a diferente escala por más de 10 años. Se colectaron especímenes en el sendero principal, sin embargo dada a la topografía de la estación, el sitio de recolección, si bien está en un bosque maduro, este es un brazo de bosque rodeado de zonas de pastoreo y zonas de recuperación temprana.

Cordillera de los Guacamayos Esta cordillera cubre un gran rango altitudinal (3000-1400 msnm) en una pequeña área geográfica y es la última cadena montañosa que se forma antes de llegar a las tierras bajas del oriente ecuatoriano, es caracterizada por una alta humedad y pluviosidad constante, especialmente en las zonas altas (2800-1900), y por pendientes en extremo pronunciadas. La entrada principal se encuentra a 15 minutos del poblado de Cosanga siguiendo la vía hacia el Tena. Esta cordillera es parte de la Reserva Ecológica Antisana y forma un corredor biológico entre el Parque Nacional Sumaco y la Reserva Ecológica Antisana (REA). Está catalogada como una Área Importante para las Aves (IBA por sus siglas en inglés) por su avifauna diversa y altos niveles de endemismo (BirdLife International, 2013).

La entrada a la cordillera se encuentra a una elevación de 2800msnm, en donde se accede a una vía de herradura llamada “Sendero de Jumandi” antiguamente era la única vía de comunicación y comercio para las poblaciones indígenas del oriente ecuatoriano, especialmente los pertenecientes a la etnia de los Yumbos, que actualmente es mantenido

por el personal de la REA, este sendero baja hasta una elevación de 1900 msnm en donde se encuentra con el oleoducto Villano-CPF. Dentro de esta cordillera se realizaron dos sitios de colección: uno denominado como zona alta (1900 msnm) y el segundo nombrado como zona baja (1600 msnm).

Zona Alta (0°38'30'S 77°50'10'W; 1900 msnm). Esta zona de colección se ubica al final del sendero que empieza en la entrada a la cordillera. La totalidad de esta zona está constituida por bosque primario que además de encontrarse en un área protegida gubernamental, por su topografía y clima no ha sido explotado ni deforestado históricamente.

Zona Baja (0°39'11'S 77°49'36'W; 1600 msnm). Esta zona de colección está ubicada en los bosques alrededor del primer campamento de mantenimiento del oleoducto Villano-CGP perteneciente a la compañía petrolera AGIP. Estos bosques no presentan disturbios a más del derecho de vía del oleoducto. La zona se caracteriza por pendientes pronunciadas y por la geografía del terreno las colecciones se realizaron al límite del derecho de vía del oleoducto y el bosque primario.

Kilómetro 21 vía a la Ciudad del Tena (0°41'21'S 77°49'21'W; 1300 msnm). Este sitio de colección es una finca privada perteneciente al Sr. José Vega, ubicada en el Km 21 de la vía al Tena. Es una finca ganadera pero que conserva una gran parte de bosque primario en la parte de atrás de la propiedad, colindando con la zona de amortiguamiento de la REA.

Jondanchi (0°47'03'S 77°48'01'W; 1000 msnm). El poblado de Jondanchi está ubicado a la altura del kilómetro 18 de la vía Baeza-Tena a 10 minutos de la ciudad de Archidona. El sitio de colección está ubicado en la zona de amortiguamiento de la REA, en

la zona donde pasa otro tramo del oleoducto Villano-CGP en el cruce de los ríos Jondanchi y Osayacu. La recolección de especímenes se realizó internándose 30 metros a partir del derecho de vía del oleoducto al bosque aledaño. Sin embargo, cabe recalcar que aunque la zona exacta de colección no ha sufrido mayores impactos de deforestación, es un pequeño brazo de bosque maduro de alrededor de 10ha, el cual está rodeado de pastizales.

Métodos de colección de especímenes

Para la colección de Arácnidos, se utilizó el método de colección manual aérea (Coddington *et al.*, 1991; Sorensen, *et al.*, 2002) el cual consiste en coleccionar todos los especímenes que se puedan observar desde el nivel del tobillo hasta tan alto como cada colector pueda llegar, principalmente identificando las redes mediante el espolvoreo de polvo de almidón en el día y con la ayuda del haz de luz de una linterna en la noche Sorensen *et al.* (2002) reporta que la experiencia de los colectores afecta significativamente al número de especies por tratamiento, colectores sin experiencia tienden a coleccionar menos especies y concentrarse en las más comunes. Para reducir este sesgo y dado que el método de colección manual aérea es un método de colección de fácil aprendizaje, el investigador realizó alrededor de 20 horas de entrenamiento intensivo de colecta de individuos de arañas tejedoras antes de empezar la colección de especímenes para este proyecto.

Las arañas tejedoras se caracterizan por construir una red orbicular en dos dimensiones (Figura 5), en el trabajo de campo se identificaron este tipo de redes para coleccionar los especímenes, por lo general la araña suele encontrarse cabeza abajo en el centro de la red. Si el espécimen no se encontraba en la red, se realizaba una búsqueda visual en las ramas y hojas cercanas que servían como puntos de anclaje para la telaraña, que por lo

general es donde las arañas tejedoras descansan o se esconden de predadores (Nieuwenhuys, 2001).

Se tomaron los siguientes datos físicos de la red: 1) Altura del suelo, 2) Número de radios y 3) Diámetro de la red. Así mismo se marcó la ubicación de cada red con un GPS (Garmin GPSmap62). Los especímenes colectados fueron depositados en una solución de etanol al 70% (Sorensen *et al.*, 2002) en un vial de 1.5ml con tapa de rosca marca AXIGEN, etiquetados y almacenados separados por locaciones para su posterior análisis en laboratorio.

Esfuerzo de muestro

La colección de especímenes se realizó en bosques primarios o en bosques que evidencien un proceso de recuperación de al menos 25 años en los cuales no hayan existido procesos de deforestación totales, es decir transformación del bosque en zonas de pastoreo o cultivo. Los especímenes fueron colectados en un período efectivo de colección de tres dividiendo el esfuerzo diario de muestreo equitativamente en 2horas-persona en horas de la mañana y 2horas-persona en horas de la noche dando un total de 12horas-persona de muestreo por locación. En total se realizaron 84horas-persona de colección en toda la gradiente. No se colectaron especímenes si se encontraba lloviendo ya que la mayoría de individuos de arañas tejedoras retiran sus redes y se esconden en la vegetación o el suelo para protegerse de lluvias muy fuertes. Por esta razón y debido a la alta pluviosidad del sitio de estudio, las colecciones no se realizaron a la misma hora en todas las locaciones, pero se realizaron en una ventana temporal de 13:00 a 16:00 hrs en la mañana y de 19:00-24:00 hrs en la noche.

Metodología para la obtención de datos de Temperatura y Estacionalidad

Los datos de temperatura para la zona de estudio se crearon a partir de los mapas de temperatura para Ecuador medidos a una altura de 10 metros sobre el nivel del suelo del año 2010 (Parra, 2012) cortados para la zona de estudio a partir de una extensión dada por las coordenadas $0^{\circ} 15' 29''\text{S}$, $78^{\circ} 8' 37''\text{W}$; $1^{\circ} 0' 48''\text{S}$, $77^{\circ} 41' 45''\text{W}$ y luego interpolados en el programa ArcGIS v.10 por el método de Krigging a una resolución de 0.0576 km^2 .

Se estableció un radio de 2 km alrededor de los puntos de locación y dentro de esa superficie se tomaron 5 puntos al azar para determinar la temperatura media de cada sitio de colección para los siguientes tres casos: Temperatura promedio diaria, temperatura promedio para las horas de colección en la mañana (13:00-16:00) y temperatura promedio para las horas de colección en la noche (19:00-24:00).

En la zona oriental de los Andes, a pesar de que no existe estacionalidad claramente marcada, existen diferencias entre épocas de mayor y menor precipitación. El Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI) no posee estaciones meteorológicas que coincidan exactamente con los sitios de colección, sin embargo en la zona existen dos estaciones meteorológicas (Papallacta y Sierra Azul) que proporcionan datos de precipitación desde los años 1950 y 1996 respectivamente; la ubicación de estas estaciones meteorológicas y su distancia al sitio de colección más cercano se detallan en la Figura 3. Se graficaron las medias de precipitación de cada sitio para todos los años de los cuales se disponían datos, y los dos años más recientes (2010, 2011 para Papallacta y Sierra Azul) para determinar los meses con mayor y menor pluviosidad identificándose que para las estaciones de Papallacta y Sierra Azul los meses con mayor precipitación corresponden

a los meses de mayo hasta agosto y la época de menor precipitación va desde el mes de septiembre hasta el mes de marzo (Figura 4).

Identificación y clasificación de especímenes en laboratorio

Los especímenes colectados se identificaron en el laboratorio de Zoología Terrestre de la Universidad San Francisco de Quito, con la ayuda de un estereomicroscopio Olympus SZ40 con un aumento máximo de 40x. Los individuos fueron primero identificados y separados a un nivel taxonómico de familia en base las siguientes características: 1) Disposición de los ojos (Figura 6); 2) Tibia 4 con numerosas espinas o setas; 3) Posición de las espinetas en el abdomen posterior. (Schimming, 2006) (Feldman, s.f.)

Posteriormente, los especímenes fueron clasificados en base a morfoespecies y se les asignó un código único para cada morfoespecie. Los individuos de la familia Araneidae fueron identificados en lo posible a nivel de género siguiendo las claves de (Levi, 2002) para araneidos de América. A pesar de que existen claves hasta especie para esta familia (obras citadas en Levi, 2002), adoptar el concepto de morfoespecie fue necesario debido dos razones: 1) para una correcta identificación a nivel de especie es necesario contar con individuos adultos con sus partes sexuales completamente desarrolladas (epiginio en las hembras y palpos en los machos) para su comparación con las claves, sin embargo, la mayoría de especímenes colectados en este estudio fueron sub-adultos, y 2) no existe revisión taxonómica detallada para los araneidos de Ecuador, las especies descritas para el país se basan en registros de pocas localidades, y dado a la gran diversidad de este grupo la mayoría de especies continúan siendo desconocidas para la ciencia (Coddington y Levi, 1991; Sorensen *et al.*, 2002). Únicamente individuos adultos y subadultos fueron

seleccionados para su identificación o clasificación dentro de morfoespecies, dejando de lado a los especímenes juveniles y crías ya que estos no presentan suficientes características distintivas como para diferenciarlos entre sí.

Análisis de diversidad alfa

Los valores de riqueza de especies (i.e. número de especies por localidad) y abundancia (i.e. cantidad de individuos) se correlacionaron con los valores de altitud. La abundancia fue analizada de dos distintas maneras: 1) Abundancia cumulativa i.e. total de especímenes encontrados en cada localidad y 2) Abundancia media i.e. media del número de especímenes por transecto por localidad. También se analizaron los patrones de riqueza y abundancia de especies separándolos entre día y noche.

Los patrones de diversidad alpha fueron analizados mediante los datos de riqueza y abundancia en cada sitio de muestreo utilizando los siguientes índices de diversidad: 1) Índice de Shannon (logaritmo en base e); 2) Índice de Margalef; 3) Índice de diversidad alpha de Fisher; 4) y Rarefacción a un tamaño estándar de 100 especímenes por muestra y relacionando estos con la altitud de cada sitio.

Análisis de diversidad beta

Para analizar la estructura de la comunidad de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal se utilizaron dos enfoques algo diferentes. 1) Utilizando los datos originales de colección, y 2) Asumiendo un rango de distribución continuo para las especies que tienen datos de presencia intercalados en diferentes zonas a lo largo de la gradiente, es decir, que si una especie se encuentra en dos altitudes diferentes pero no en las altitudes intermedias se asume esta ausencia como una ausencia falsa,

Al ser las arañas un grupo taxonómico hiper-diverso, una de las principales características de las comunidades de arañas tejedoras es que están compuestas por una gran cantidad de especies raras i.e. especies que tiene tamaños poblacionales pequeños, y que usualmente son infrecuentes en muestreos (MacNally y Brown, 2001). Con base en esto, y debido a que la metodología y el esfuerzo de muestreo fueron estandarizados, la ausencia de una especie en una locación intermedia y la presencia de la misma en locaciones extremas, no necesariamente significa una ausencia real, por lo que se asume que dicha especie tiene un rango de distribución continua, y su ausencia en locaciones intermedias está dada por que el diseño de colección no permitió colectarla. Nueve de las 118 morfoespecies tuvieron distribuciones intercaladas a las cuales se aplicó este tratamiento. Los siguientes análisis descritos se aplicaron de igual manera a ambos tratamientos.

Análisis estadístico

Los datos de colección fueron transformados a datos categóricos de presencia (1) y ausencia (0) debido a que su distribución original difiere de forma significativa de la distribución normal (Apéndice 1). Las similitudes en la composición taxonómica entre sitios fueron analizadas mediante el índice de similitud de Jaccard (Sites *et al.*, 2003) basándose en la matriz de presencia/ausencia construida anteriormente. El índice de Jaccard mide la similitud (S_{ij}) entre cada pares de locaciones i, j siguiendo el siguiente algoritmo $a/(a+b+c)$ donde **a** es el número de especies en común entre los sitios, **b** es el número de especies presentes en la zona i pero no en j ; y **c** el número de especies que se encuentren en j pero no en i . La relación entre sitios fue sujeta a un escalamiento multidimensional (MDS) para visualizar las similitudes entre sitios, esta ordenación fue en base al índice de Jaccard.

Análisis de grupos (UPGMA) basados en el coeficiente de similitud de Jaccard fueron usados para visualizar los patrones de la composición de las comunidades a lo largo de la gradiente altitudinal (Chatzaki *et al.*, 2005). Los análisis de grupos y escalamientos multidimensionales fueron desarrollados mediante el programa Primer 6 (Primer-e-2011).

Resultados

Diversidad alfa

Un total de 430 especímenes fueron identificados y separados a nivel de morfoespecie, registrándose 118 especies distribuidas en 16 géneros pertenecientes a la familia Araneidae. En el apéndice 2 se muestran las especies registradas para cada piso altitudinal. A lo largo de la gradiente global no se observa la presencia de un género dominante, sin embargo regionalmente en cada localidad la distribución de especies por género varía, siendo a 2800 *Bertrana*; a 2500 *Araneus*; a 2200 *Araneus*; a 1900 *Cyclosa*; a 1600 *Micrathena*; a 1300 *Cyclosa*; y a 1000 *Cyclosa* los géneros dominantes.

La abundancia cumulativa tiene su valor máximo a 1900msnm con un total de 136 individuos colectados para el sector, la menor cantidad de individuos se registró en la zona más alta de la gradiente (2800mnsnm), con un total de 19 individuos. En el punto más bajo de la gradiente (1000msnm) se registraron 89 individuos. El número de individuos exhibe una relación exponencial aunque no significativa con la altitud ($r^2=0.5671$; $p=0.1493$) (Figura 7).

La abundancia medida como especímenes/transecto exhibe un patrón similar a la abundancia cumulativa, con un valor máximo en la parte alta de la cordillera de los guacamayos a 1900 msnm, con una media de 22.3 especímenes/transecto. Sin embargo el

valor más bajo de abundancia se registro a una altura de 2200msnm con 4.1 especímenes/transecto. En general, existe una relación exponencial y estadísticamente significativa entre la abundancia (especímenes/transecto) con la altitud ($r^2=0.7849$; $p=0.0366$) (Figura 8).

En todas las locaciones a excepción de la localidad a 1000msnm se recolectó una mayor cantidad de individuos en la noche en comparación con el día (Tabla 1). En total se registraron 34% más individuos en la noche que en el día. Individualmente, ambas curvas, tienen una regresión exponencial con la altitud, significativa en el día pero no en la noche (Día: ($r^2=0.7819$; $p=0.0378$); Noche: ($r^2=0.4321$; $p=0.3391$)) (Figura 9).

Alrededor de la mitad de las especies encontradas (51.7%) se encuentran en las zonas bajas de 1300 y 1000 msnm de la gradiente altitudinal. De las 118 especies, 92 (78%) se registraron únicamente para un piso altitudinal, 21 (17,8%) fueron identificadas en 2 sitios, 4 (3.4%) para 3 zonas, y únicamente 1 especie (0.8%), la morfospecie 31 fue registrada para 4 de los 7 sitios mostrando un rango de distribución a partir de 1900 a 1000 msnm.

Se registró el mayor número de especies en el punto más bajo de la gradiente (1000msnm) con un total de 47 especies, seguido por la zona a 1300 msnm con 31 especies, luego a 2500msnm con 21 especies, a continuación siguen las zonas de la cordillera de los guacamayos (1900, 1600 msnm) ambas con un total de 21 especies registradas para cada zona, finalmente están las zonas de 2200 y 2800 msnm con 14 y 12 especies respectivamente. El número de especies presenta una relación logarítmica con la altitud evidenciando un aumento en el número de especies conforme se desciende en la gradiente altitudinal ($r^2=0.8938$; $p<0.001$), con dos picos de especies a 2500 y 1900 msnm (Figura 10).

El número de especies únicas, es mayor en a 1000msnm con 36 especies que encontradas únicamente en esa zona, seguido de la locación a 1300msnm con 19 especies, luego la cordillera de los guacamayos (1900 y 1600 msnm) con 11 especies cada una, seguidos por las zonas a 2800 y 2500 msnm con 6 especies únicas en cada sitio y finalmente la locación a 2200 msnm con 3 especies. El número de especies únicas aumenta drásticamente en altitudes bajas, mostrando una relación logarítmica inversa con la altitud ($r^2=0.9042$; $p=0.01$) (Figura 11).

Morfología de las redes

El diámetro de la red, no exhibe relación alguna con la altitud ($R^2=0.0902$; $p=0.5128$) aunque exhiben diferencias significativas entre los sitios de colección ANOVA de una vía: ($F_{(6,406)}=7.7279$, $p < 0.001$). El número de radios, exhibe una relación inversa con la altitud ($R^2=0.7932$; $p=0.0071$) y diferencias significativas entre sitios de colección (ANOVA una vía: $F_{(6,403)}=16.035$, $p < 0.001$). La altitud de la red, con respecto al suelo muestra una directa relación con la altitud ($R^2=0.7242$; $p=0.0151$) y diferencias entre locaciones (ANOVA una vía: $F_{(6,422)}=5.0443$, $p < 0.001$) (Figura 12).

La equidad del sistema, es decir la distribución proporcional de la abundancia de especímenes en relación al número de especies, este índice varía entre cero (0) y uno (1) y mientras más alto es el índice, quiere decir que todas las especies son igualmente abundantes (Mulder, *et al.*, 2004). En la gradiente altitudinal casi todas las localidades muestran valores cercanos a uno (1) a excepción de la parte alta de la cordillera de los guacamayos (Figura 13).

Diversidad beta

Datos originales de colección

La matriz de similitud en base al índice de Jaccard muestra una variación en los porcentajes de similitud entre 2.17 y 20.83%, siendo la zonas a 2500msnm y 2200msnm) los sitios que con la mayor similitud en su composición taxonómica de especies (20.83%), mientras que las dos zonas que más disimilares son fueron las altitudes de 1300msnm y 1900msnm con un 2.17% de similitud entre sus comunidades (Tabla 2).

Los dendrogramas creados a partir del análisis de grupos, agrupan a los sitios de colección en directa relación con la elevación, se puede observar una división en dos grandes grupos, 1) las locaciones de zonas más altas (2800, 2500 y 2200 msnm) y 2) las locaciones de zonas bajas y medias (1000, 1300, 1600, 1900 msnm) (Figura 11). Dentro de las zonas altas, las locaciones de 2500 y 2200 msnm forman una agrupación separándose de la zona de mayor elevación en la gradiente (2800msnm). En la segunda agrupación, la de zonas bajas y medias, las zonas bajas 1000 y 1300 msnm se separan de las zonas de elevación media 1900 y 1600 msnm (Figura 15).

El escalamiento multidimensional (Figura 16) (Stress=0.01) no muestra agrupaciones entre sitios con una similitud mayor a 20% a excepción de las zonas de 2500 y 2200 msnm. En este análisis se puede observar una agrupación de las zonas altas y medias a la derecha del esquema, mientras que las zonas bajas de 1000 y 1300 se agrupan en la parte izquierda del gráfico.

Asumiendo distribuciones continuas

A diferencia del tratamiento anterior, la matriz de similitud en base al índice de Jaccard muestra una mayor variación en los porcentajes de similitud, variando estos entre 2.32 y 41.67%, siendo las altitudes de 2500msnm y 2200msnm los sitios que con la mayor similitud en su composición taxonómica de especies, pero ahora con un 41.67%, mientras que las dos zonas que más disimilares son fueron las zonas a 1300msnm y 1900msnm con un 2.32% de similitud entre sus comunidades (Tabla 3).

Los dendrogramas creados a partir del análisis de grupos, agrupan a los sitios de colección en directa relación con la elevación, observándose una división en dos grandes grupos, 1) las locaciones de zonas más altas (2800, 2500 y 2200 msnm) y medias (1900 y 1600 msnm) y 2) las locaciones de zonas bajas (1000 y 1300 msnm) (Figura 17). Dentro de las zonas altas y medias, las locaciones a 2500 y 2200 msnm forman una agrupación con las zonas de 1900 y 1600 msnm separándose de la zona de mayor elevación en la gradiente a 2800msnm.). El escalamiento multidimensional (Figura 18) (Stress=0.01) no muestra agrupaciones entre sitios con una similitud mayor a 20% a excepción de las zonas de 2500 y 2200 msnm con una similitud del 40%. A diferencia del tratamiento anterior, en este se puede ver una mayor separación entre locaciones. De todas maneras, sigue el mismo patrón que el tratamiento anterior observándose una agrupación de las zonas altas y medias a la derecha del esquema, mientras que las zonas bajas 1000 y 1300msnm se agrupan en la parte izquierda del gráfico.

Conclusiones:

Diversidad alfa

El número de especímenes a pesar de que exhibe una relación inversa con la altitud, se observa picos de abundancia encontrado en la zona alta de los guacamayos a 1900 msnm y a 2500msnm en la zona del río Maspá. La relación entre altitud y abundancia cumulativa y abundancia entre términos especímenes/transecto no es tan pronunciada sugiriendo que la altitud per se no explica las variaciones en los números de individuos. En general la elevación del terreno actúa como una representación de la temperatura sin embargo muchos otros factores tales como precipitación, humedad relativa, productividad primaria varían conforme a cambios en la altitud, (Brehm, *et al.*, 2003; Bruinjzeel, *et al.*, 2011) estos factores también pueden ser partícipes en influenciar los patrones de número de especies encontrados en la gradiente altitudinal. El pico de abundancia cumulativa encontrado a 1900msnm es más pronunciado que el encontrado a 2500msnm debido a la presencia de una especie dominante (AndesO_morfospecie_18) con 49 individuos, lo cual se refleja en la equidad del sistema medido en base al índice de equidad de Pielou ($J'=0.68$) (Figura 9) La particular abundancia de esta morfoespecie puede deberse a que esta especie tuvo una época de reproducción reciente al momento de las fecha de colección en la zona alta de la cordillera de los Guacamayos a 1900 msnm en septiembre de 2012. La gran cantidad de individuos juveniles (únicamente alrededor del 20% son individuos adultos con su genitalia desarrollada) encontrados para esta morfoespecie corroboraría esta hipótesis.

La existencia de una mayor abundancia de individuos en horas de la noche es algo un poco más difícil de explicar certeramente, por un lado las arañas debido a sus pulmones

en forma de libro, fisiológicamente son más sensibles a la desecación, por lo que en horas del día esto puede ser un problema, prefiriendo salir en horas de la noche. En cuanto a la cantidad de presas disponibles en la noche, no existe un consenso entre los principales patrones de actividad de los insectos a lo largo del día. Algunos estudios sugieren que la actividad de los insectos se da principalmente durante el día.

El patrón de diversidad de especies se mantiene a lo largo de la gradiente altitudinal, a pesar las diferentes medidas de diversidad utilizadas (Margalef, Fisher alpha, Rarefacción, Shannon) (Figura 15) A diferencia de las curvas de abundancia, la regresión que mejor se ajusta a los datos de diversidad es una regresión logarítmica y no exponencial. Existen dos picos de diversidad a 2500 y 1900msnm, confirmando la presencia de picos de diversidad en elevaciones medias en arañas tejedoras. Las dos locaciones en donde se encuentran los picos de diversidad representan altitudes medias dentro del rango de elevación de sus respectivas subcordilleras. Estos picos de diversidad, ya han sido reportados para otros grupos de artrópodos en gradientes altitudinales en bosques nublados (Brehm, *et al.*, 2003; Hilt & Fiedler, 2005; Sanders, 2002; Wolda, 1987; Lawton, *et al.*, 1987) y para arañas en gradientes altitudinales (Chatzaki, *et al.*, 2005; Otto & Svensson, 1982). El presente estudio es el primero en identificar los patrones de diversidad de arañas tejedoras a lo largo de gradientes altitudinales en bosques montanos andinos.

Morfología de las redes

La correlación entre la altura de construcción de la red y la elevación, a pesar de que estadísticamente es significativa podría ser un artificio de la metodología de colección. Las arañas tejedoras necesitan de al menos 2-3 puntos de anclaje para tejer su red (Coddington & Levi, 1991) y la colecta manual aérea constituye en la búsqueda activa de

redes desde el nivel del suelo hasta donde sea posible alcanzar una red con la mano (Coddington, *et al.*, 1991), esto es alrededor de 2.5mts sobre el nivel del suelo. Sin embargo, debido a las características de los bosques nublados, es decir un aumento en la densidad del sotobosque y una disminución de la altura del dosel conforme aumenta la elevación (Sierra, 1999), la colecta de especímenes en las áreas de dosel se vuelve prácticamente imposible, sobre todo a altitudes bajas, así mismo el sotobosque a esas altitudes está compuesto en su mayoría por hierbas o pequeños arbustos de 1 a 1.5 mts. de altura (*obs. pers.*), en donde las arañas tejedoras pueden encontrar puntos de anclaje aptos para construir sus redes.

Diversidad beta

Tanto los análisis de grupos (UPGMA) como el escalamiento multidimensional (MDS), indican que cada zona altitudinal a lo largo de la gradiente presenta comunidades de especies casi únicas para esa locación, el 78% de las especies encontradas en la gradiente altitudinal se encuentran en una sola localidad. En cada piso altitudinal, La principal diferencia entre los dos tratamientos radica en el agrupamiento en el análisis de grupos (UPGMA) mientras que en el primer tratamiento, muestra una separación entre las comunidades de arañas tejedoras de las zonas medias y bajas con las comunidades de las zonas altas. No obstante al asumir distribuciones continuas, esta separación se da entre las zonas bajas y zonas altas y medias. Si se analiza en conjunto los resultados de los análisis de grupos y los MDS para ambos tratamientos, podemos observar que tres de los cuatro análisis (MDS de los tratamientos 1 y 2; UPGMA del tratamiento 2), resultan en la agrupación de 1) las comunidades de las zonas altas y medias y 2) las comunidades de zonas bajas.

Conforme a la literatura, los BMTNs en los Andes se distribuyen en promedio un cinturón altitudinal entre los 1500 y 3100 msnm, (Bruinjnzeel, *et al.*, 2011; Hamilton, *et al.*, 1995; Sierra, 1999). Mientras que la zona entre 1000 y 1500 msnm corresponde a la región de bosques sub-montanos o pie de monte (Bruinjnzeel, *et al.*, 2011; Sierra, 1999), siendo esta una zona de transición entre los Bosques Montanos y los Bosques Lluviosos Tropicales (Sierra, 1999). Debido a esta división geográfica, es lógico asumir que las comunidades de arañas tejedoras presentan una separación entre comunidades de zonas bajas y comunidades de zonas medias y altas.

Para poder afirmar que las diferencias entre las comunidades entre zonas de colección se deben a variables físicas y biogeográficas únicas de cada locación que limitan el nicho ecológico y por ello la distribución de una especie, primero es necesario desmentir una posible correlación entre la similitud faunística entre sitios y la distancia entre ellos, si existiera una correlación entre la distancia y la similitud, (i.e. la similitud de la fauna entre dos sitios, es proporcional a la distancia entre ellos). Sin embargo, al correlacionar la distancia geográfica entre locaciones y el índice de similitud de Jaccard para ambos tratamientos, no se encuentra ninguna relación significativa (T1: $r^2=0.1335$, $p=0.10$; T2: $r^2=0.2237$, $p=0.03$) (Figuras 19 y 20) sugiriendo que los factores que afectan la composición de especies en un lugar están más relacionados con variaciones en condiciones climáticas o ecológicas debido a cambios en la elevación que efectivamente crean barreras biogeográficas que permiten que cada zona tenga una composición faunística relativamente única en relación a las locaciones adyacentes en la gradiente altitudinal.

Discusiones

Diversidad

La cantidad de especies registradas en este estudio (118) de arañas tejedoras apoya la afirmación de que los bosques andinos son el mayor, punto caliente de diversidad mundial (*Global biodiversity hot-spot*) (Brummit y Lughada, 2003) ya que en tan solo el 1% de la superficie terrestre global presentan una altísima diversidad en plantas y animales (Hagger, 2006). A pesar de que no se tienen estudios detallados de arañas tejedoras en gradientes altitudinales en bosques andinos que faciliten comparaciones confiables, en la Amazonía peruana, luego de un estudio de dos años se registraron un total de 120 especies de arañas tejedoras (Deza y Andia, 2009). Así mismo, en el departamento de Meta en la Orinoquía colombiana se registran 96 especies (Gilede, 2000). En Ecuador están registradas 146 especies de arañas tejedoras (Vega, 2010), evidenciando la total falta de conocimiento para este grupo, ya que de las especies identificadas y confirmadas, únicamente 7 se encuentran en dicha lista, siendo las demás especies colectadas posiblemente nuevos registros para el país, y/o nuevas especies para la ciencia.

A pesar de que el número de especies encontradas se encuentra dentro de los valores encontrados en estudios similares (Gilede, 2000; Deza y Andia, 2009), la cantidad de especies encontradas en este estudio bien puede ser una sub-estimación debido a diversos factores: 1) Este estudio únicamente se realizó en la época de menos pluviosidad en los bosques montanos (Figura 4), muestreos a lo largo del año podrían incrementar el número de especies registradas para la gradiente altitudinal, 2) A pesar del esfuerzo de colección (84horas-persona), las curvas de acumulación de especies no llegan a una asíntota (figura 21), y 3). Además, el alto porcentaje de especies únicas (77%) indica que

la riqueza de especies para este sector es mucho más alta, especialmente en especies raras. La preponderancia de especies raras en una comunidad es característica de ecosistemas hiper-diversos, estudios similares con arañas y otros invertebrados muestran porcentajes de especies raras entre 25-50% del total de especies (Coddington *et al.*, 1991; Fisher, 1996; Gilede, 2000; Brehm *et al.*, 2003; Deza y Andia, 2009). En carábidos en bosques montanos peruanos se encontró que un 70% de especies únicas (Maveety *et al.*, 2011) Una alta proporción de especies únicas es un indicador de que el muestreo no capturó el número total de especies presentes en la comunidad (Coddington *et al.*, 1991).

Si los ecosistemas montanos se caracterizan por algo es por sus tasas elevadas de endemismo y una restricción en la distribución de las especies (Doumenge, *et al.*, 1995; Hamilton, *et al.*, 1995; Blake y Loisselle, 2000; Brehm *et al.*, 2003; Bruinjnzeel *et al.*, 2011; Creedy 2012; BirdLife International, 2013). A pesar de que las especies encontradas a lo largo de la gradiente en este estudio no representan el número total-real de especies, las grandes diferencias encontradas entre las comunidades de arañas tejedoras entre cada piso biogeográfico en la gradiente altitudinal hacen plausible la idea de que futuros muestreos contribuirían a incrementar la cantidad de especies registradas en cada locación.

Otro punto a considerar en torno a la diversidad de esta gradiente altitudinal es la altura del dosel la cual aumenta mientras disminuye la elevación por ende, la cantidad de biomasa del sistema, y con ello las especies, empiezan a concentrarse en las zonas del dosel (Hodkinson, 2005) especialmente dentro de esta gradiente, en las zonas pie-montanas (1300-1000 msnm) las cuales se diferencian claramente de las zonas medias y altas (2800 a 1600msnm) por la carencia de un sotobosque denso (*obs pers*) donde los araneidos puedan construir sus redes. Esto significa que la diversidad encontrada en las zonas pie-montanas, podría ser aun mayor de la encontrada ya que a falta de sitios aptos para la construcción de

sus redes, las arañas en las zonas de altitud baja tenderían a construir sus redes en las partes del dosel del bosque y no en el sotobosque, y debido a la metodología empleada, estas no pudieron ser colectadas. A pesar de esto, las zonas pie-montanas muestran ser las más diversas

Biogeografía

Las curvas de acumulación de especies siguen el patrón esperado para artrópodos tropicales, al combinarse todas las locaciones no existe evidencia de una figura asintótica en la curva. Una curva de acumulación de especies con un incremento continuo ya se ha reportado para insectos tropicales, debido a la tendencia a la especiación rápida en invertebrados y a la naturaleza diversa de las zonas tropicales (Escobar *et al.*, 2005).

A medida que la altitud aumenta, la diversidad de arañas tejedoras se reduce significativamente. Este mismo patrón se encuentra en árboles, aves y escarabajos (Gentry, 1988; Terborgh, 1971; Maveety *et al.*, 2011). La diversidad de arañas tejedoras puede asemejarse a estos patrones debido a factores directos como la disponibilidad de alimento o factores indirectos como la disponibilidad de espacio.

Las arañas tejedoras se alimentan de insectos, y principalmente de insectos voladores (Coddington y Levi, 1991), en Panamá se reporta una reducción en el número de especies con el incremento de la altitud en insectos voladores (Wolda, 1987), las condiciones en zonas altas no son óptimas para insectos voladores. Existe una relación negativa con la diversidad de carábidos que presentan alas y la altitud (Maveety *et al.*, 2011) por lo que la disponibilidad de alimento para las arañas tejedoras en zonas altas es menor. El Bosque nublado andino se halla a lo largo de ambas vertientes de los Andes, existe una correlación negativa entre la superficie total y la altitud debido a la forma de la

cordillera. A mayor altitud existe una menor área geográfica y condiciones climáticas más severas, lo que limita la colonización de nuevas especies desde zonas más bajas. Así mismo una menor área geográfica tiene una menor probabilidad de generar microhábitats que promuevan la especialización y especiación (Maveety *et al.*, 2011).

Además de los cambios en la diversidad de arañas tejedoras con la altitud, hay un alto grado de especificidad de especies en cada piso altitudinal. La mayoría de especies encontradas en este estudio están restringidas a un solo sitio altitudinal. Las condiciones físicas extremas y cambios abruptos en las condiciones abióticas, como la disminución de la temperatura, la presión parcial de gases respiratorios y también el incremento en la precipitación (Hodkinson, 2005) pueden restringir las distribuciones de arañas. Aunque estos factores climáticos (temperatura, precipitación, presiones parciales) pueden o no influir directamente a las arañas tejedoras, pueden afectar indirectamente a su distribución al afectar los patrones de diversidad de sus presas. Estos factores se han relacionado con los patrones de especificidad altitudinal de escarabajos y otros insectos herbívoros (Maveety *et al.*, 2011; Escobar *et al.*, 2005).

Dado que los análisis para diversidad beta en este estudio únicamente se basaron en datos de presencia-ausencia, únicamente se analizan patrones de riqueza de especies, dejando de lado la información que la abundancia de las mismas podría aportar.

Conservación

La zona de estudio, se encuentra rodeada de los Parques Nacionales Cayambe-Coca, Sumaco Napo-Galeras y de la Reserva Ecológica Antisana (figura 22). Estas Áreas Protegidas del Estado forman parte de la Bioreserva del Cóndor, catalogada como una de las zonas con mayor diversidad biológica en el planeta (The Nature Conservancy, 2011).

No obstante una visión más detallada de la figura 22 nos permite caer en cuenta que las dos locaciones (JND:1000 msnm y K21:1300 msnm) las cuales entre ambas poseen alrededor de la mitad (51.7%) de las especies encontradas en todo el presente estudio, no están dentro de ningún área protegida. Es más, la mayor parte de la zona biogeográfica correspondiente a estas dos locaciones (Bosques pie-montanos), delimitada en la Figura 23 por las curvas de nivel a 1600 msnm (rojo) y 1000 msnm (café), carece de protección a excepción de una porción del P.N. Sumaco Napo-Galeras y la Reserva Ecológica Antisana en las partes altas de dicha zona biogeográfica. Cabe recalcar que el límite superior de los bosques pie-montanos se encuentra a una elevación de 1500msnm, no a 1600 msnm como se representa en la Figura 3, debido a la falta datos de curvas de nivel a 1500 msnm. Esto reduciría la cobertura de las aéreas protegidas en esta zona biogeográfica.

Los Ecosistemas de Bosques Montanos Nublado Tropicales en Ecuador tienen una extensión de 27703.62 Km², cubriendo el 9.76% del territorio ecuatoriano, sin embargo el área únicamente perteneciente a bosques primarios/vírgenes cubre 21183.7Km² (7.47% de la superficie nacional) siendo la superficie restante la correspondiente a bosques secundarios, que no han sufrido una transformación total a pasturas. El mayor remanente de bosques montano-andinos se encuentra en la pendiente oriental de los Andes (figura 24). Afortunadamente la mayoría de este ecosistema en el Ecuador se encuentra protegida dentro de Parques Nacionales, Reservas Ecológicas o Bosques Protectores (figura 25). Sin embargo casi todos estos esfuerzos de conservación están enfocados en las zonas altas y medias (2800 a 1600 msnm) de los bosques nublados, dejando de lado las zonas pie-montanas (1000 a 1500 msnm), zonas que según este estudio albergan una extremadamente importante parte de la comunidad faunística de todo el Bosque Nublado Montano Tropical. En cierta manera la gran cantidad de áreas protegidas encontradas en las partes medias y

altas se deben a la orografía del terreno, ya que en estas zonas las pendientes son bastante pronunciadas, por ejemplo las zonas medias y altas en el perfil altitudinal de la gradiente altitudinal en este estudio presentan un promedio de 20° de inclinación, con pendientes máximas de 68°; a diferencia de las zonas pie-montanas (1000 msnm, 1300msnm) tienen una inclinación promedio de 12° con pendientes máximas de 44° (figura 26) por lo que el acceso de colonos, o la transformación a pasturas en zonas altas y medias es más complicado que en zonas bajas (*obs. pers.* y Bruinjnzeel *et al.*, 2011; Hamilton *et al.*, 1995). Por esto, los procesos de interacción y transformación del ecosistema debido a la acción antropogénica se han concentrado los ecosistemas de pie de monte. En la figura 27 se puede observar claramente que el límite de los remanentes de Bosques Montanos Nublado Tropicales para el Ecuador coincide con la línea de elevación de 1600 msnm.

La gran diversidad observada a lo largo de la gradiente altitudinal y la diferencia entre la composición de sus comunidades, a pesar de estar separadas por distancias geográficas pequeñas, muestran que incluso pequeñas adiciones en términos de superficies geográficas a áreas protegidas en ecosistemas de bosques de montaña pueden contribuir a la protección de una gran cantidad de especies (Primack, 2010). Dicho de otro modo, la transformación de bosques naturales a ecosistemas intervenidos en bosques de montaña, aunque estos cambios sean relativamente pequeños, puede llevar a la eliminación de una gran cantidad de especies, y la eliminación de una especie clave, como las arañas tejedoras, dentro de un ecosistema, a pesar de que constituyan estas una pequeña porción de la biomasa en una comunidad, puede acarrear una serie de extinciones, conocidas como cascadas de extinciones, cuyo resultado es un ecosistema degradado con una diversidad biológica menor en todos sus niveles tróficos.

Figuras



Figura 1. Distribución de los Bosques Montanos Nublado Tropicales (Fuente: Wikimedia commons. 2009)

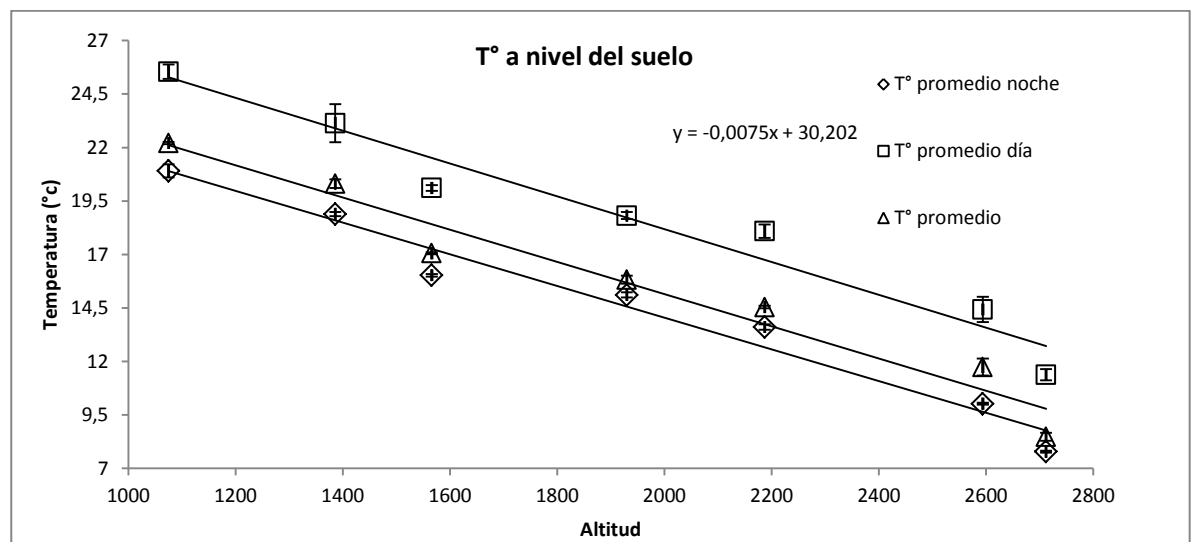


Figura 2. Temperaturas promedio diaria, y para horas de colección del día y noche en la gradiente altitudinal para el año 2010. (Fuente: Parra. 2012)

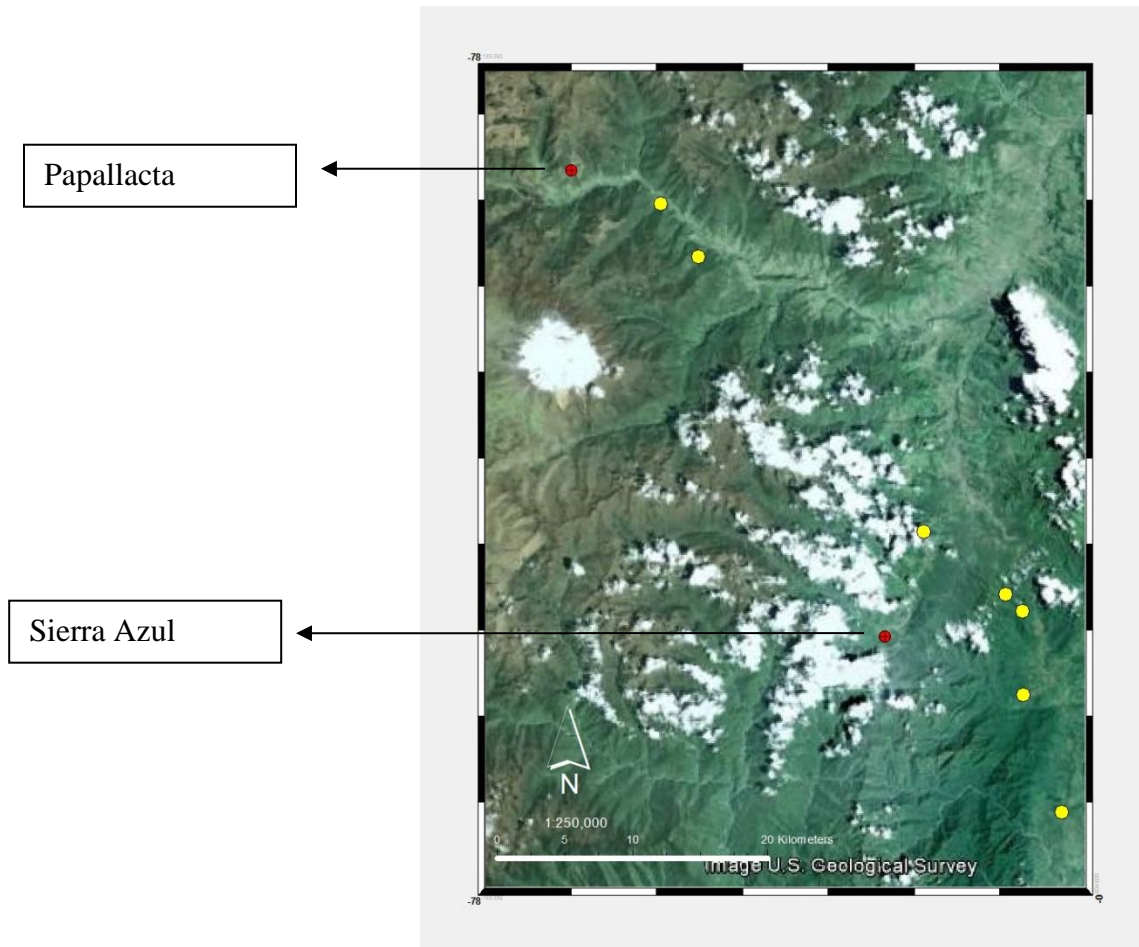


Figura 3. Ubicación de las localidades de muestreo (puntos amarillos) y las estaciones meteorológicas Papallacta y Sierra Azul (puntos rojos), a lo largo de la gradiente altitudinal. (Fuente: Google Earth)

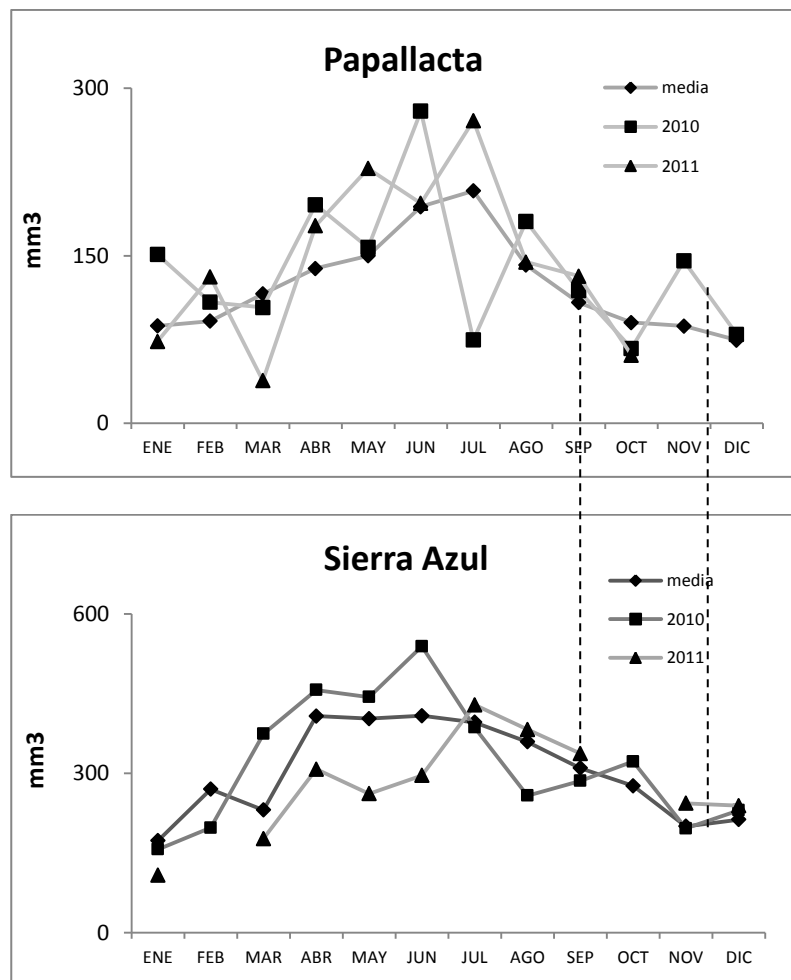


Figura 4. Patrones de precipitación para de las estaciones meteorológicas de Papallacta y Sierra Azul. (Líneas entrecortadas muestran el período entre los meses de muestreo).



Figura 5. Morfología característica de la redes de arañas tejedoras, caracterizada principalmente por ser de 2 dimensiones, el espécimen por lo general se encuentra en el centro de la red.

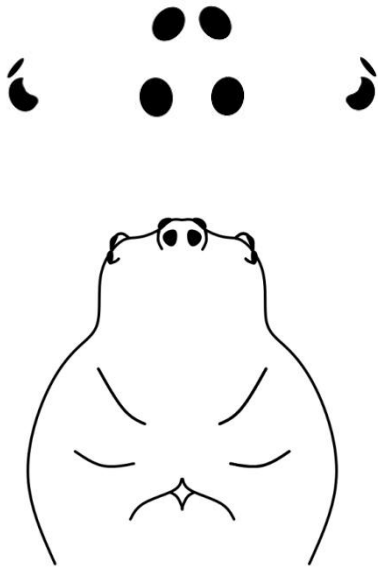


Figura 6. Disposición de los ojos en arañas pertenecientes a la familia Araneidae

(Fuente: Schimming, 2006)

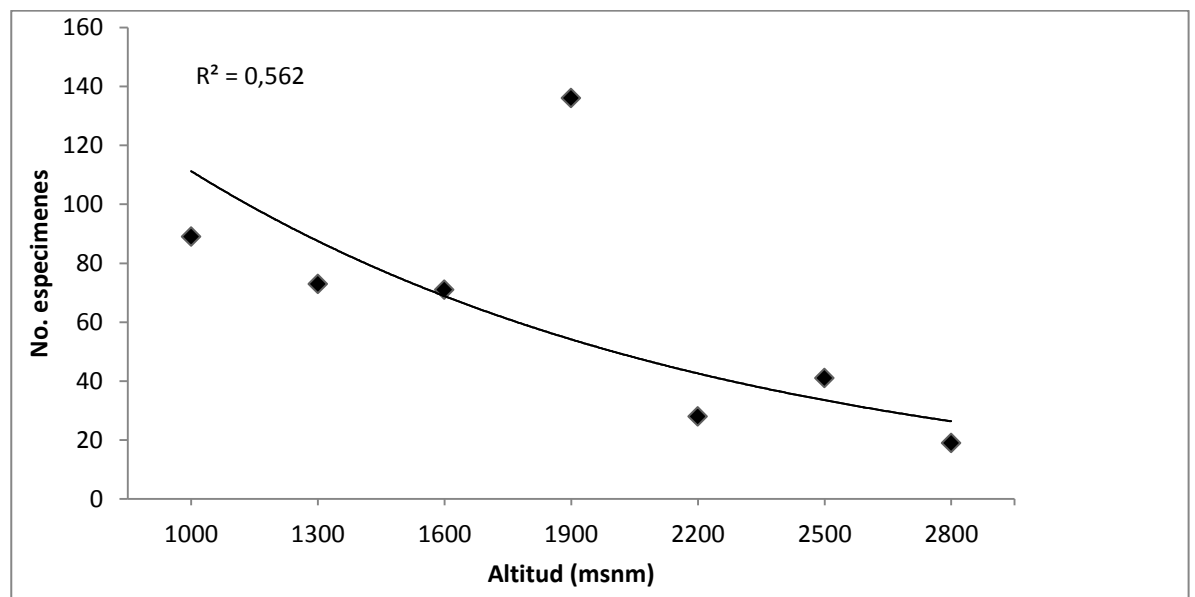


Figura 7. Abundancia acumulativa de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente

altitudinal, datos ajustados mediante un modelo de regresión logístico.

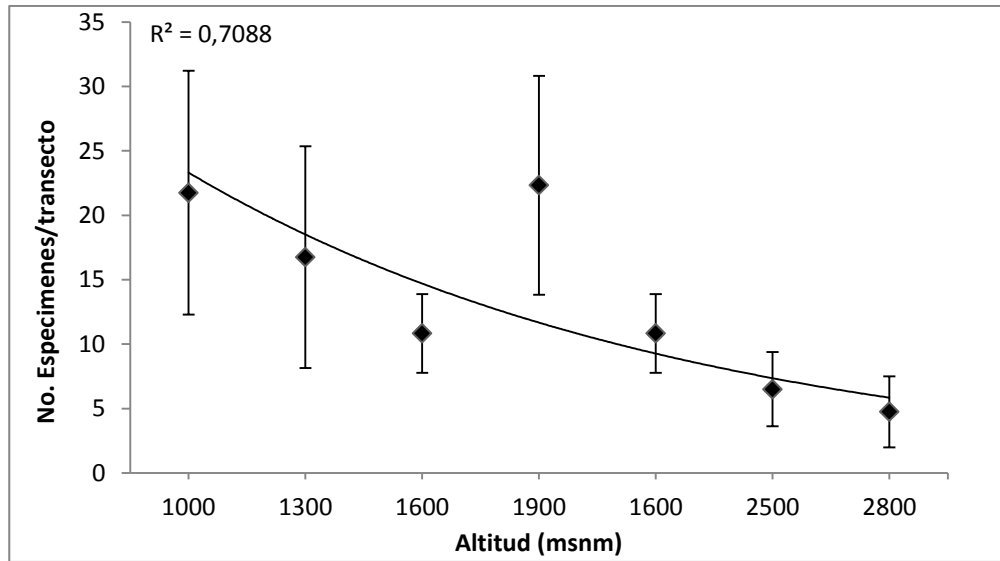


Figura 8. Abundancia promedio (especímenes/transecto) +/- D.E de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal, datos ajustados mediante un modelo de regresión logístico.

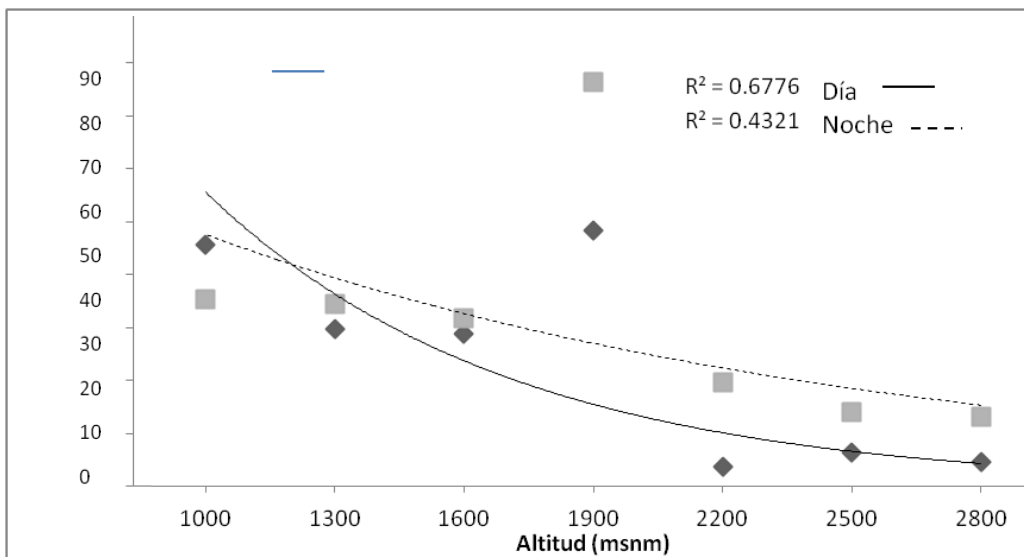


Figura 9. Comparación entre los valores de abundancia acumulativa de arañas tejedoras para horas de colección en el día \blacklozenge y noche \blacksquare

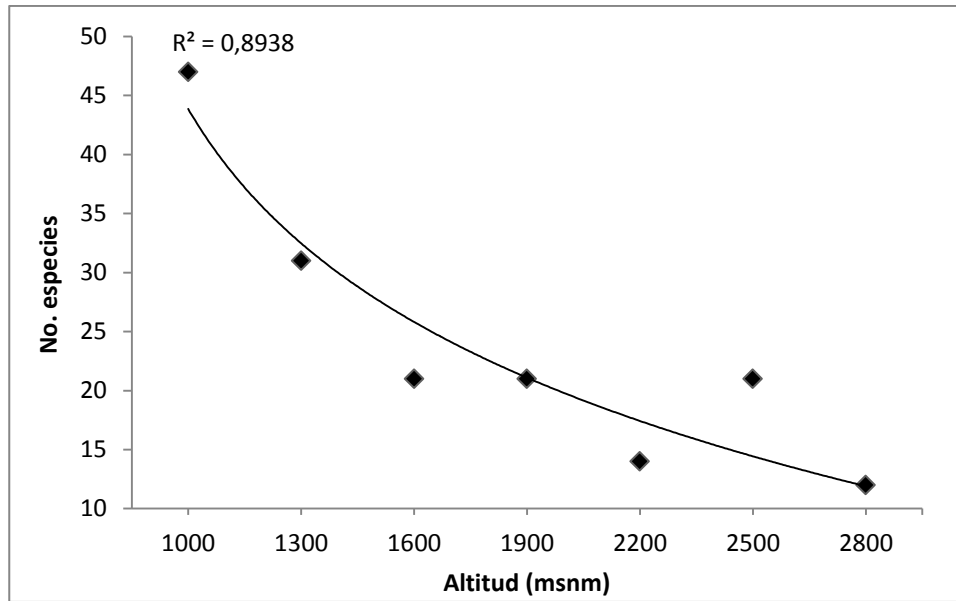


Figura 10. Número de morfo especies a lo largo de la gradiente altitudinal, los datos fueron ajustados mediante un modelo de regresión exponencial.

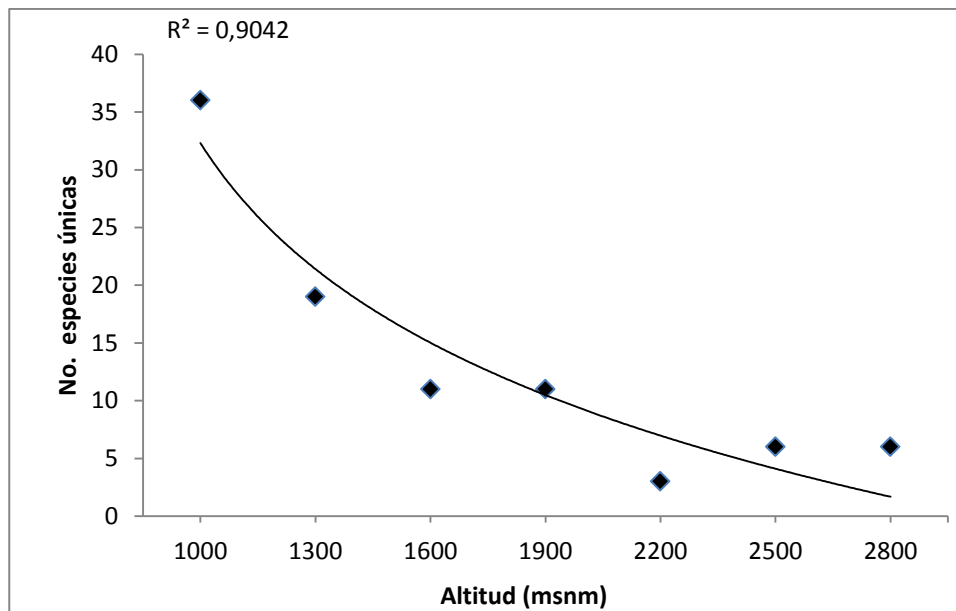


Figura 11. Número de especies únicas a lo largo de la gradiente altitudinal, datos ajustados mediante un modelo de regresión exponencial.

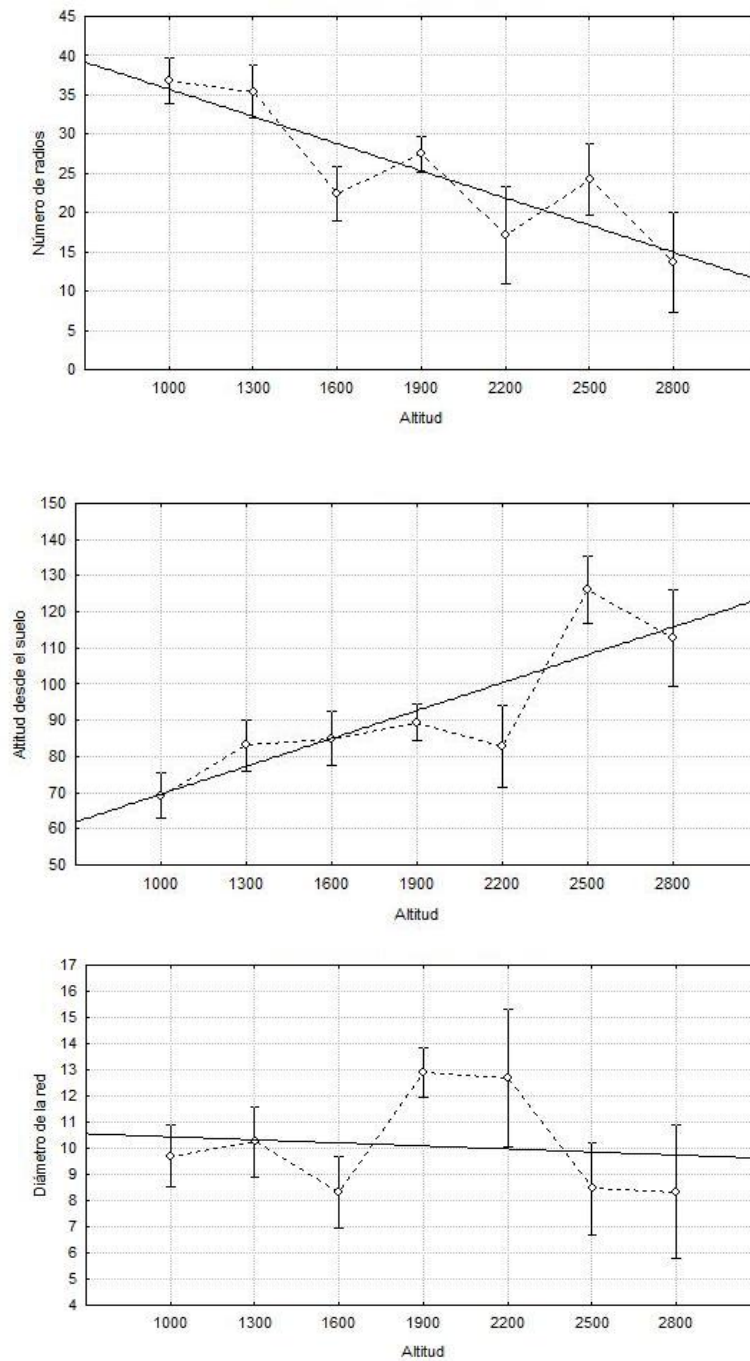


Figura 12. Medidas de las redes: Número de radios (a), altitud desde el suelo (b), y diámetro de la red (c) y su relación con la altitud. Ajuste de los datos mediante el modelo de regresión lineal

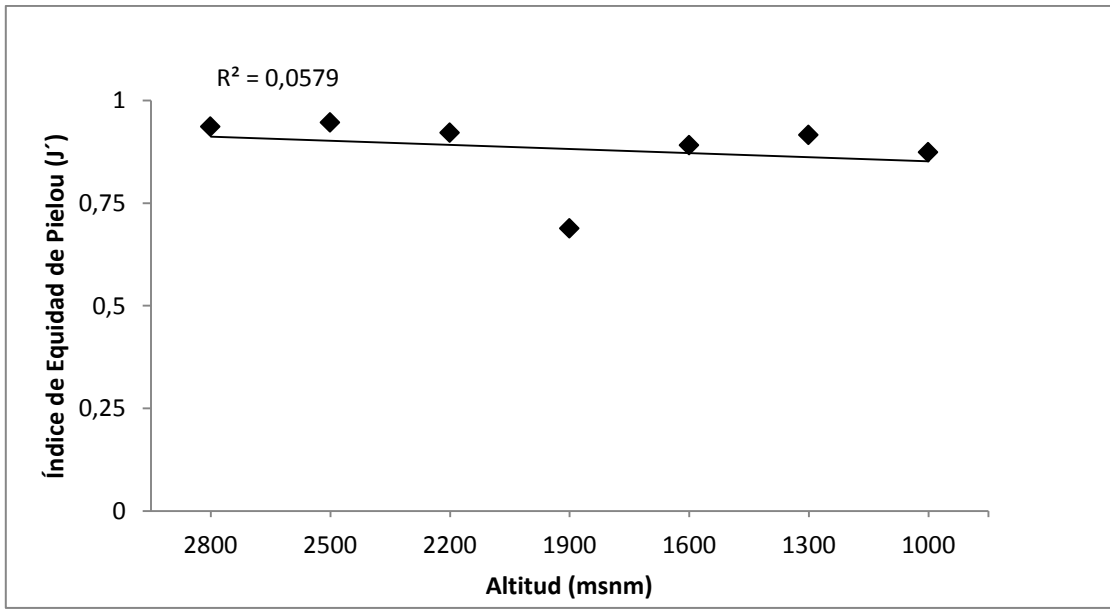


Figura 13. Equidad de las comunidades de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal.

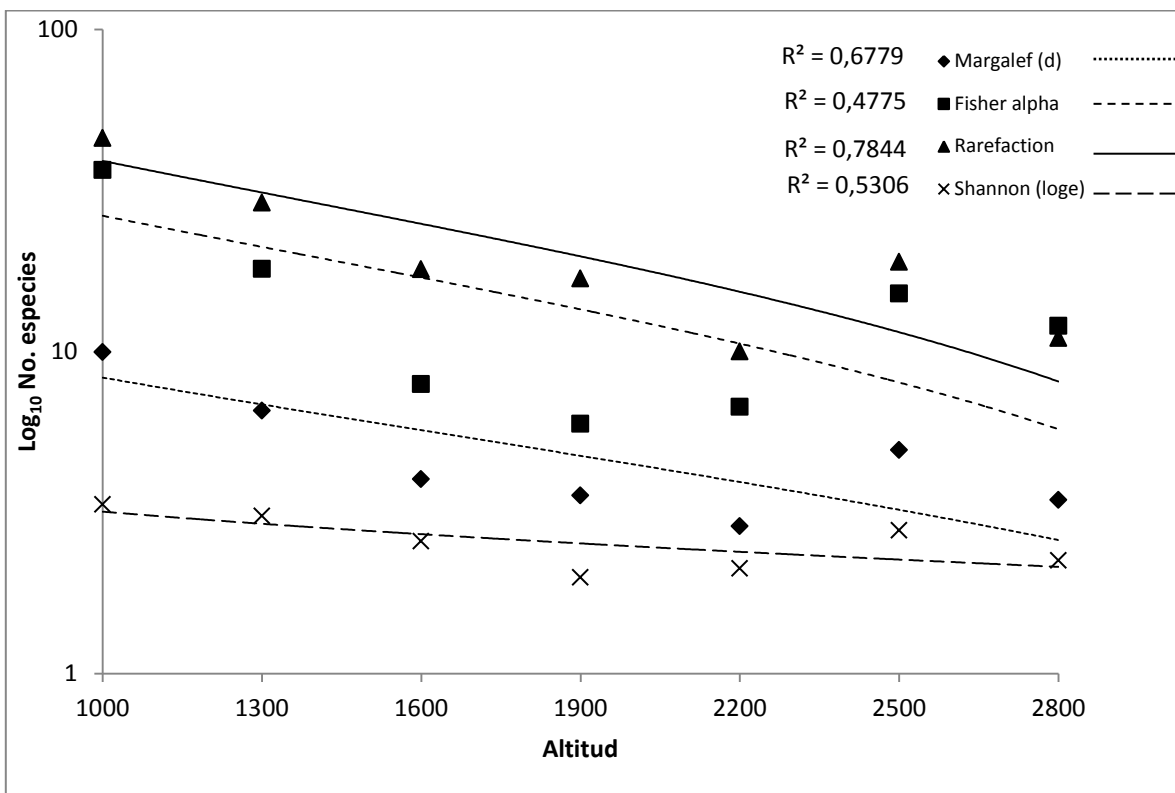


Figura 14. Diversidad de morfo especies a lo largo de la gradiente altitudinal:

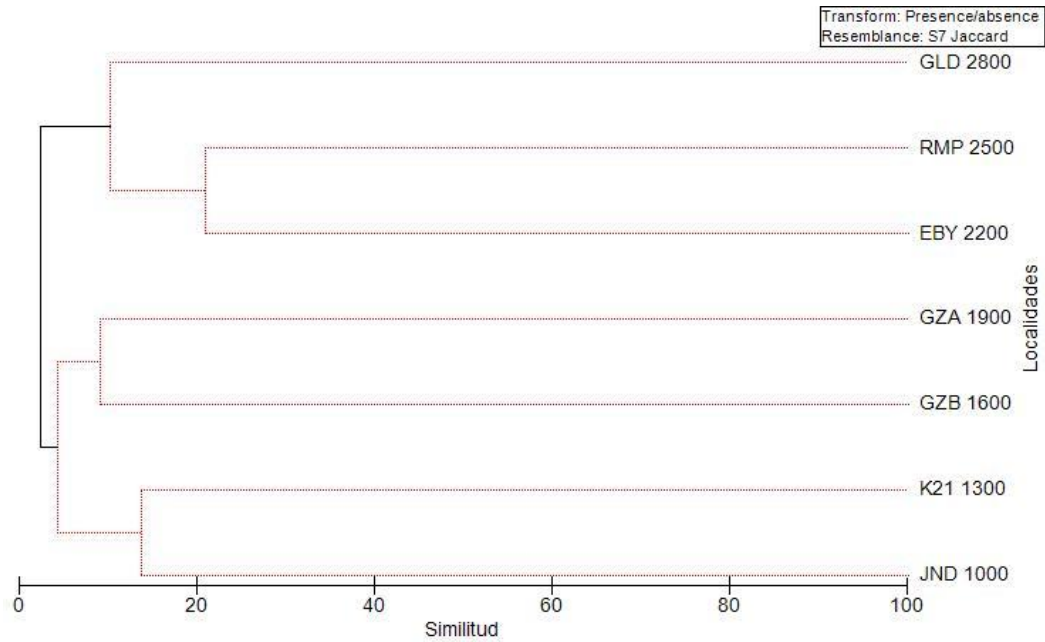


Figura 15. Análisis de grupos (UPGMA) usando el índice de similitud de Jaccard para las comunidades a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 1)



Figura 16. Escalamiento multidimensional (MDS) mostrando las relaciones entre las comunidades de arañas tejedoras (Tratamiento 1).

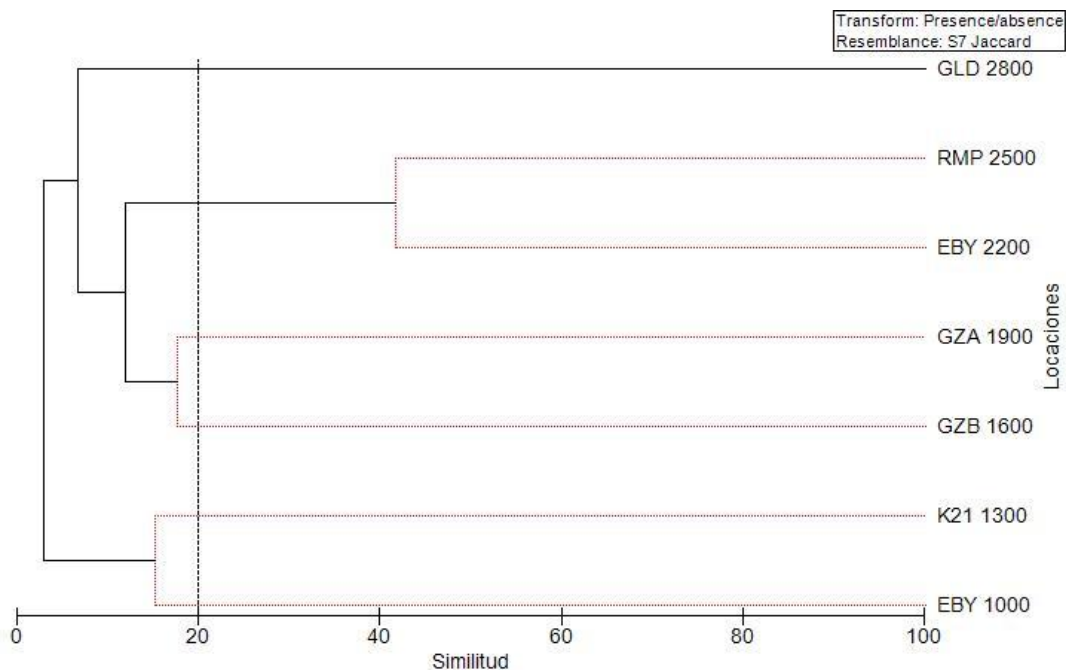


Figura 17. Análisis de grupos (UPGMA) usando el índice de similitud de Jaccard para las comunidades a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 2).

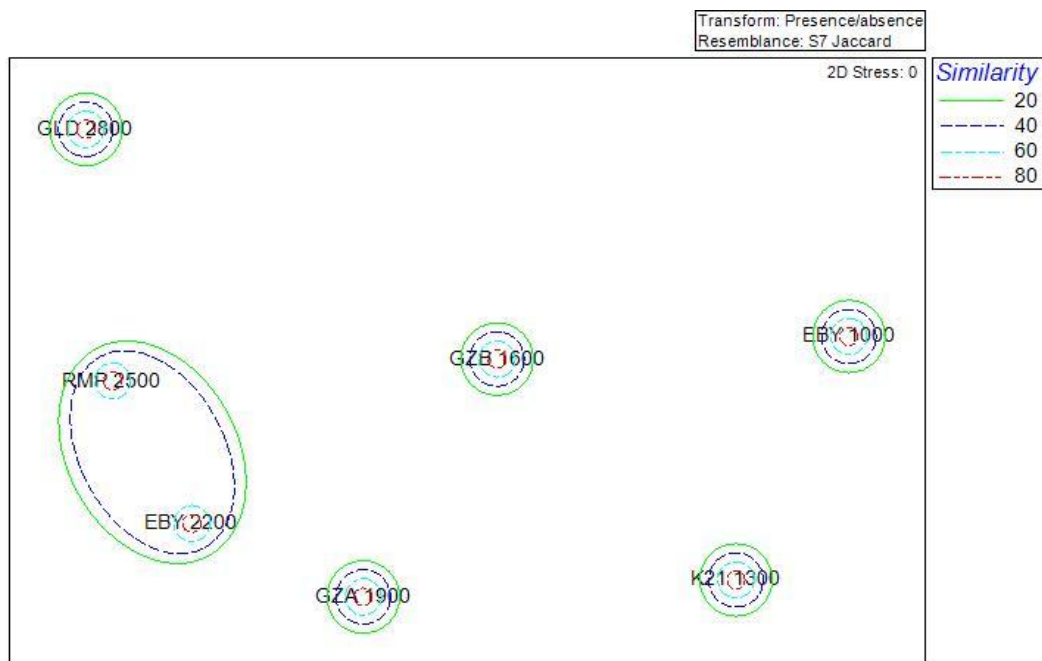


Figura 18. Escalamiento multidimensional (MDS) mostrando las relaciones entre las comunidades de arañas tejedoras (Tratamiento 2).

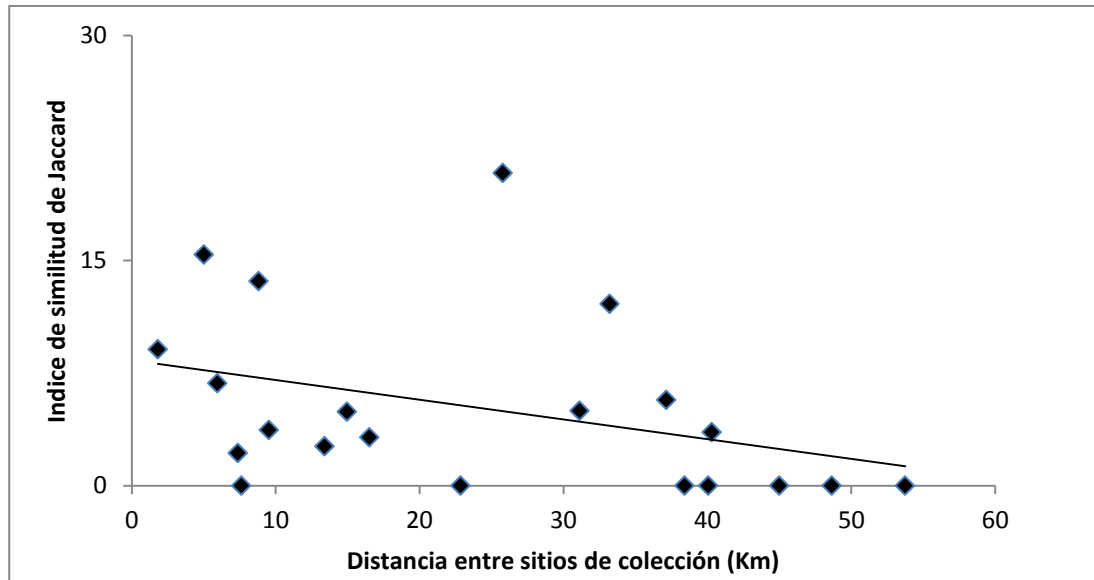


Figura 19: Correlación entre la Distancia geográfica entre locaciones y la similitud entre ellas (Tratamiento 1)

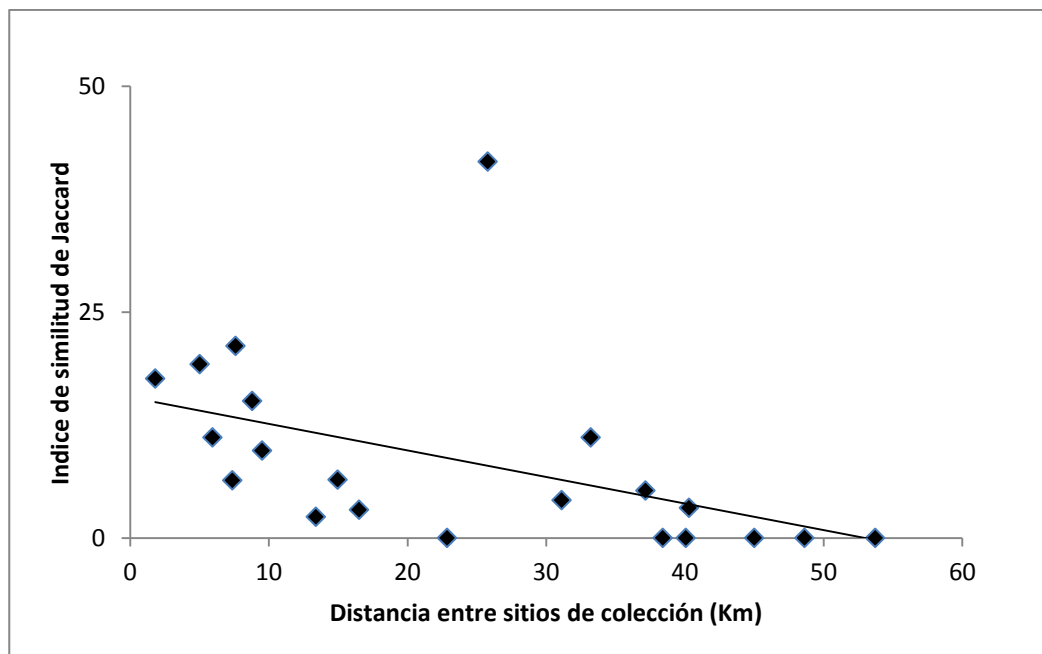


Figura 20. Correlación entre la Distancia geográfica entre locaciones y la similitud entre ellas (Tratamiento 2)

Tabla 1. Comparación entre la abundancia de arañas tejedoras entre horas de colección día y horas de colección noche.

| Altitud | # individuos Dia | # individuos Noche |
|----------------|-------------------------|---------------------------|
| 2800msnm | 5 | 14 |
| 2500msnm | 7 | 15 |
| 2200msnm | 4 | 21 |
| 1900msnm | 52 | 82 |
| 1600msnm | 31 | 34 |
| 1300msnm | 32 | 37 |
| 1000msnm | 49 | 38 |

Tabla 2. Matriz de similitud entre comunidades de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 1).

| | 2800 | 2500 | 2200 | 1900 | 1600 | 1300 | 1000 |
|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| 2800 | 100 | | | | | | |
| 2500 | 15.3846154 | 100 | | | | | |
| 2200 | 5 | 20.83333333 | 100 | | | | |
| 1900 | 0 | 12.1212121 | 0 | 100 | | | |
| 1600 | 3.57142857 | 5.71428571 | 3.703703704 | 9.09090909 | 100 | | |
| 1300 | 0 | 0 | 2.631578947 | 2.17391304 | 6.81818182 | 100 | |
| 1000 | 0 | 0 | 0 | 3.22580645 | 4.91803279 | 13.6363636 | 100 |

Tabla 3. Matriz de similitud entre comunidades de arañas tejedoras a lo largo de la gradiente altitudinal (Tratamiento 2).

| | 2800 | 2500 | 2200 | 1900 | 1600 | 1300 | 1000 |
|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| 2800 | 100 | | | | | | |
| 2500 | 19.2307692 | 100 | | | | | |
| 2200 | 4.16666667 | 41.6666667 | 100 | | | | |
| 1900 | 0 | 11.1111111 | 21.42857143 | 100 | | | |
| 1600 | 3.33333333 | 5.26315789 | 9.677419355 | 17.6470588 | 100 | | |
| 1300 | 0 | 0 | 2.325581395 | 6.38297872 | 11.1111111 | 100 | |
| 1000 | 0 | 0 | 0 | 3.125 | 6.4516129 | 15.1515152 | 100 |

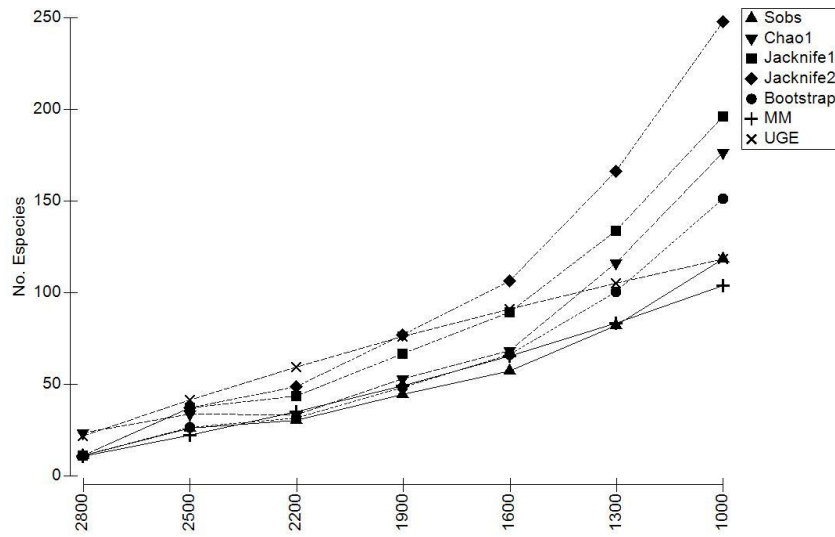


Figura 21. Curvas de acumulación de especies

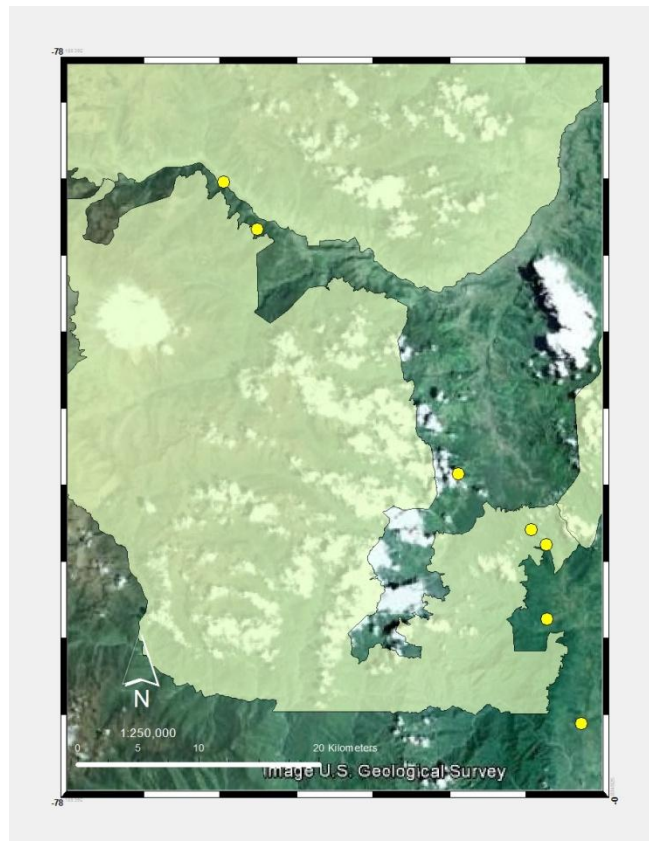


Figura 22. Áreas protegidas alrededor de la zona de estudio

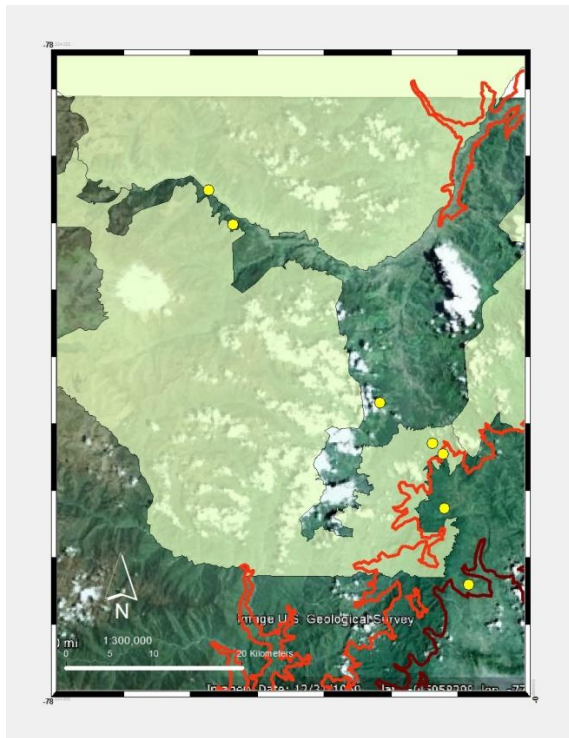


Figura 23. Límites de la zona pie-montana dentro del área de estudio
(1600msnm:rojo; 1000msnm:café)

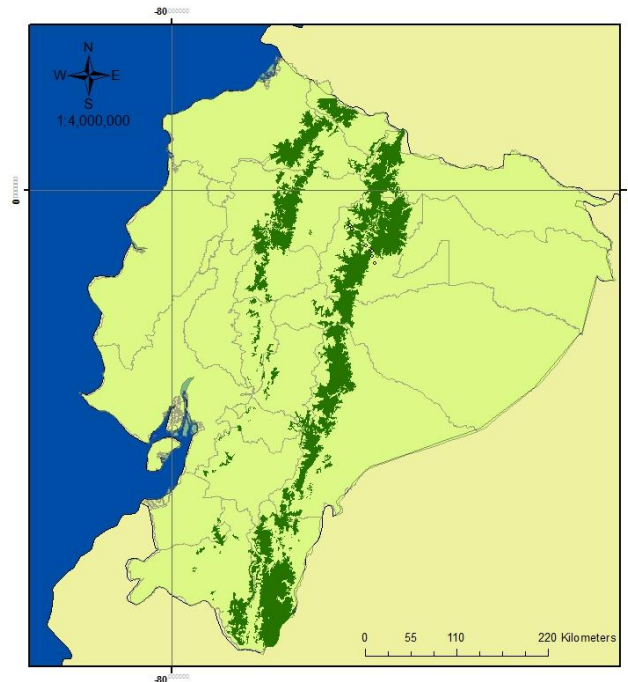


Figura 24. Remanentes de Bosques Montanos Nublado Tropicales en Ecuador.

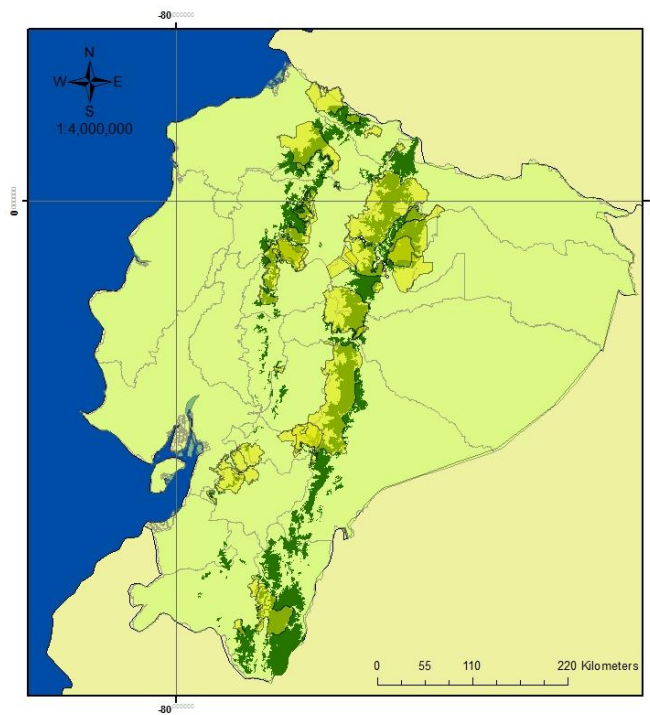


Figura 25. Áreas protegidas en los BMNTs del Ecuador.

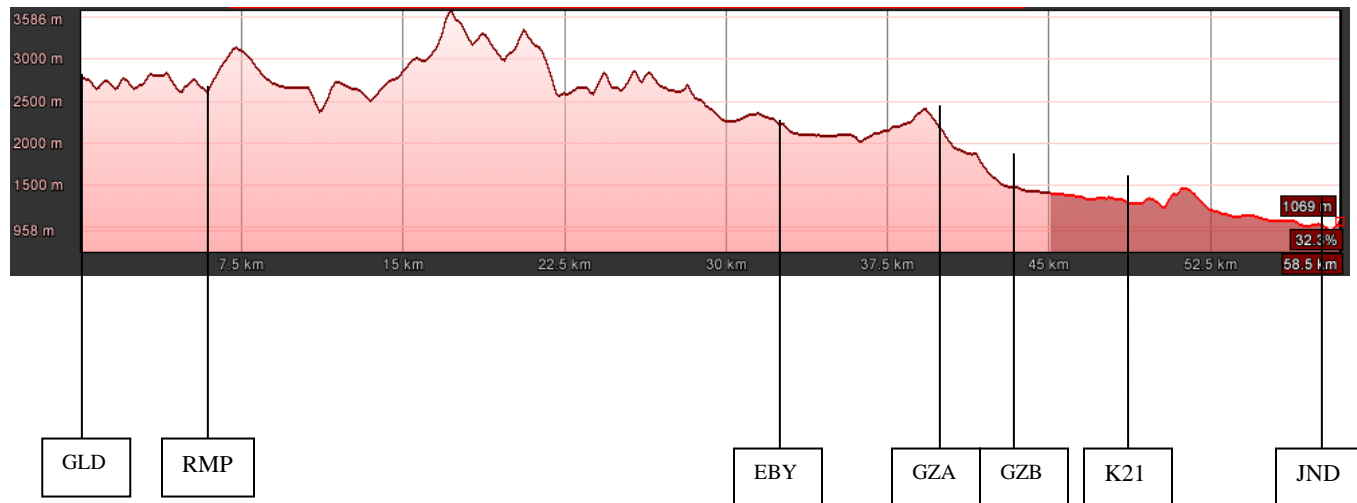


Figura 26. Perfil altitudinal de la zona de estudio. (La parte sombreada corresponde a las zonas de pie-montanas)

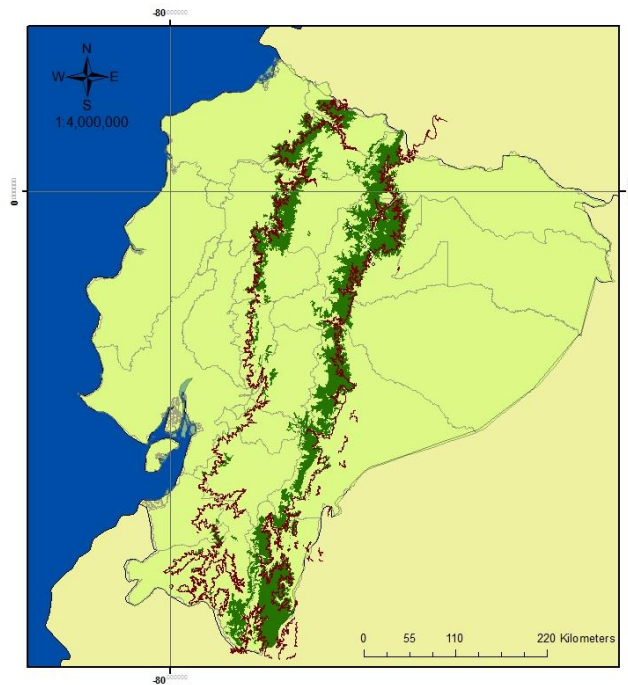
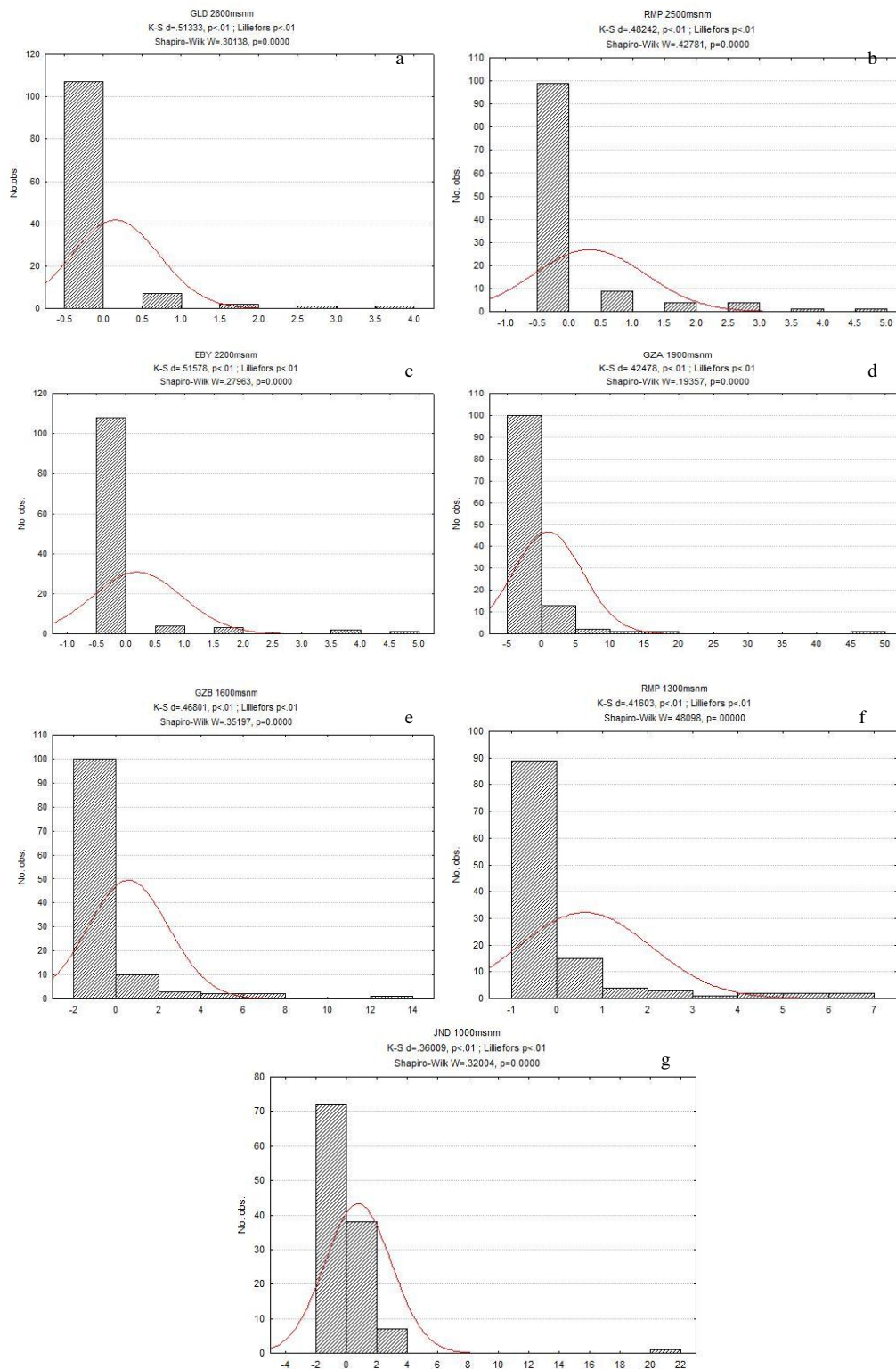


Figura 27. Límites de remanentes de BMNTs en Ecuador y su relación con la curva de nivel a 1600msnm

Apéndices:

Apéndice 1. Distribución de los datos de colección (A:2800; B:2500; C:2200; D:1900; E:1600; F:1300; G:1000 msnm)



Apéndice 2: Especies registradas para cada piso altitudinal:

| Morfoespecie | GLD (2800 msnm) | RMP (2500 msnm) | EBY (2200 msnm) | GZA (1900 msnm) | GZB (1600 msnm) | K21 (1300 msnm) | JND (1000 msnm) |
|-------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| Andes_O_morfoespecie_1 | X | X | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_2 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_3 | X | | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_4 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_5 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_6 | X | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_7 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_8 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_9 | X | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_10 | X | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_11 | X | | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_12 | | X | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_13 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_14 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_15 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_16 | | X | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_17 | | X | | X | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_18 | | X | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_19 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_20 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_21 | | X | | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_22 | | X | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_23 | | X | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_24 | | X | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_25 | | X | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_26 | | X | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_27 | | | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_28 | | | X | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_29 | | | X | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_30 | | | X | | | | |
| Andes_O_morfoespecie_31 | | | | X | X | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_32 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_33 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_34 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_35 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_36 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_37 | | | | X | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_38 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_39 | | | | X | X | | |

| Morfoespecie | GLD (2800 msnm) | RMP (2500 msnm) | EBY (2200 msnm) | GZA (1900 msnm) | GZB (1600 msnm) | K21 (1300 msnm) | JND (1000 msnm) |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| Andes_O_morfoespecie_40 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_41 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_42 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_43 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_108 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_109 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_110 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_111 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_112 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_113 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_114 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_115 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_116 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_117 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_118 | | | | | X | | |
| Andes_O_morfoespecie_44 | | | | X | | | |
| Andes_O_morfoespecie_45 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_46 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_47 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_48 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_49 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_50 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_51 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_52 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_53 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_54 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_55 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_56 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_57 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_58 | | | | | X | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_59 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_60 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_61 | | | | | X | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_62 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_63 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_64 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_65 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_66 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_67 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_68 | | | | | | X | X |
| Andes_O_morfoespecie_69 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_70 | | | | | | X | |

| Morfoespecie | GLD (2800 msnm) | RMP (2500 msnm) | EBY (2200 msnm) | GZA (1900 msnm) | GZB (1600 msnm) | K21 (1300 msnm) | JND (1000 msnm) |
|--------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| Andes_O_morfoespecie_71 | | | | | | X | |
| Andes_O_morfoespecie_72 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_73 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_74 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_75 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_76 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_77 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_78 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_79 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_80 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_81 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_82 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_83 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_84 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_85 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_86 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_87 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_88 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_89 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_90 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_91 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_92 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_93 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_94 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_95 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_96 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_97 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_98 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_99 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_100 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_101 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_102 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_103 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_104 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_105 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_106 | | | | | | | X |
| Andes_O_morfoespecie_107 | | | | | | | X |

Referencias Bibliográficas.

- BirdLife International, 2013. *Important Bird Areas (IBAs)*. [Online] Disponible en:
<http://www.birdlife.org/action/science/sites/> [2 marzo 2013].
- Blake, J. G. y Loisselle, A., 2000. Diversity of birds along an altitudinal gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk*, pp. 663-686.
- Bosmans, R., Maelfait, J.-P. y DeKimpe, A., 1986. Analysis of the spider communities in an altitudinal gradient in the French and Spanish Pyrenees. *Bulletin of the British Arachnological Society*, Issue 7, pp. 69-76.
- Brehm, G., Sussenbach, D. y Fiedler, K., 2003. Unique elevational diversity patterns of Geometrid Moths in an Andean Montane Rainforest. *Ecography*, 26(4), pp. 456-466.
- Brown, J. H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, Issue 124, pp. 255-279.
- Brown, J. H. y Kodric-Brown, A., 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, Issue 58, pp. 445-449.
- Brown, K. S., 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. In: N. M. Collins y J. A. Thomas, eds. *The conservation of insects and their habitats*. London: Academic Press, pp. 349-404.
- Bruinjnzeel, L. A., Scatena, F. y Hamilton, F. S., 2011. *Tropical Montane Cloud Forests*. 1 ed. s.l.:Cambridge University Press.
- Brummit, N. y Lughada, E. N., 2003. Biodiversity: where's hot and where's not. *Conservation Biology*, Issue 17, pp. 1442-1448.
- Brussard, P. F., 1984. Geographic Patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Issue 15, pp. 25-64.
- Cardoso, P., Silva, I., de Oliveira, N. G. y Serrano, A. R., 2007. Seasonality of spiders (Araneae) in Mediterranean ecosystems and its implications in the optimum sampling period. *Ecological Entomology*, Issue 32, pp. 516-526.
- Chatzaki, M., Lymberlakis, P., Markakis, G. y Mylonas, M., 2005. The distribution of ground spiders (Araneae:Gnaphosidae) along the altitudinal gradient of Crete, Greece: Species richness, activity and altitudinal range. *Journal of Biogeography*, Issue 32, pp. 813-831.

- Coddington, J. A., 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. In: E. C. Dudley, ed. *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic Evolutionary Biology*. Portland-Oregon: Dicoscorides Press, pp. 44-60.
- Coddington, J. A. y Levi, H. W., 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review on Ecology and Systematics*, Issue 22, pp. 565-592.
- Coddington, J. y Levi, H., 1991. Systematics and evolution of Spiders (Araneae). *Annual Revision Eco. Systematics*, Issue 22, pp. 565-592.
- Colwell, R. K. y Less, D. C., 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness.. *Trends in Ecology and Evolution*, Issue 144, pp. 70-76.
- Conservation International, 1998. *Megadiversity: the 17 Biodiversity Superstars*. [Online] Available at: <http://www.conservation.org/documentaries/Pages/megadiversity.aspx> [Accessed marzo 2013].
- Costello, M. y Daane, K., 1999. Abundance of spiders and insect predators on grapes in central california. *Journal of Arachnology*, Issue 27, pp. 531-538.
- Creedy, T., 2012. *The effects of small-scale disturbance on invertebrate communities in a tropical montane cloudforest*. Londres: Thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of master od research of Imperial College London and Diploma of Imperial College London.
- Deza y Andia, 2009. Diversidad y riqueza de especies de la familia Araneidae en Madre de Dios - Perú. *Ecología Aplicada*, Issue 23, pp. 81-90.
- Doumenge, C., Gilmour, D., Ruíz-Perez, M. y Blockhus, J., 1995. Tropical Montane Cloud Forests: Conservation Status and Management Issues. In: L. S. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena, eds. *Tropical Montane Cloud Forests*. s.l.:Springer-Verlag, pp. 24-37.
- Escobar, F., Lobo, J. M. y Haffer, G., 2005. titudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, Issue 14, pp. 327-337.
- Fandiño-Lozano, M. y Wyngaarden, W. v., 2005. *Prioridades de conservación biológica para Colombia*. Bogotá: Grupo ARCO.
- Feldman, G. C., n.d. *Spiders of the world, Spiders family key*. [Online] Available at: http://seawifs.gsfc.nasa.gov/jason/HTML/SPIDER_KEY.html [Accessed Diciembre 2012].

- Fisher, B., 1996. Ant Diversity Patterns along an elevational gradient in the Reserve Naturelle Integrale d' Andringitra, Madagascar. *Fieldiana Zoology*, Issue 85, pp. 93-108.
- Flenley, J. R., 1995. Cloud Forest, the Massenerbung Effect, and Ultraviolet isolation. In: L. S. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena, eds. *Tropical Montane Cloud Forests*. s.l.:Springer-Verlag, pp. 150-155.
- Gentry, A., 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, Issue 75, pp. 1-34.
- Gilede, O., 2000. La familia Araneidae (Araneoidae:Orbicularie) en el departamento del Meta, Colombia. *Biota Colombiana*, 1(1), pp. 125-130.
- Grytnes, J. A. y Vetaas, O. R., 2002. Species richness and altitude, a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *American Naturalist*, Issue 159, pp. 294-304.
- Hagger, A., 2006. Einfluss von Klima und Topographie auf Struktur, Zusammensetzung und Dynamik eines tropischen Wolkenwaldes in Monteverde, Costa Rica. *PhD Dissertation Georg August Universität Göttingen*.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F. N., 1995. *Tropical Montane Cloud Forests*. 2 ed. New York: Springer-Verlag.
- Hernandez-Camacho, J., 1992. Estado de la biodiversidad en Colombia. In: G. Halfferr, ed. *La diversidad Biológica en Iberoamérica*. s.l.:Instituto de Ecología A.C, pp. 41-238.
- Hilt, N. y Fiedler, K., 2005. Diversity and composition of Artiiidae moth ensembles along successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Diversity and Distributions*, Issue 11, pp. 387-398.
- Hodkinson, I. D., 2005. Terrestrial Insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Revisions*, Issue 80, pp. 489-513.
- Humboldt, A. y Bonpland, A., 1805. *Essai sur la Geographie des Plantes*. Paris: Chez Levrault, Shoell et compagnie, libraries.
- IUCN, 1983. *The IUCN Invertebrate Red Data Book*. Gland-Switzerland: IUCN Conservation Monitoring Centre.
- Jankowski, J. E., Cieka, A. L., Meyer, N. Y. y Rabenold, K. N., 2009. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, Volume 78, pp. 315-327.

- Jansen, v., Lingeman, J. y Klashorst, V., 1997. Metapopulation dynamics of a persisting predator-prey system in the laboratory, time series analysis. *Experiments on Applied Acarology*, Issue 21, pp. 415-430.
- Janzen, D. H., 1973. Sweep Samples of Tropical Foliage Insects: Effects of Seasons, Vegetation Types, Elevation, Time of Day, and Insularity. *Ecology*, 54(3), pp. 687-708.
- Kajak, A., Andrzejewska, L. y Wojcik, Z., 1968. The role of spiders in the decrease of damage caused by Acridoidea on meadows: experimental investigations. *Ekologia Polska*, Issue 16, pp. 755-764.
- Krashevskaya, V., Maraun, M. y Scheu, S., 2010. Micro-and Macroscale changes in density and diversity of testae Amoebae of Tropical Montane Rain Forest of Southern Ecuador. *Acta Protozoologica*, Issue 49, pp. 17-28.
- LaBastille, A. y Pool, D. J., 1978. On the need for a system of cloud-forest parks in middle América and the Carribean. *Environmental Conservation*, 5(3), pp. 183-190.
- Lawton, J. H., MacGarvin, M. y Heads, P. A., 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology*, Issue 56, pp. 147-160.
- Levi, H. W., 2002. Keys to the genera of araneid orbweavers (Araneae, Araneidae) of the Américas. *The Journal of Arachnology*, Issue 30, pp. 527-562.
- Lomolino, M. V., 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views.. *Global Ecology and Biogeography*, Issue 10, pp. 3-13.
- MacArthur, R. H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distributions on the species*. New York: Harper y Row.
- MacNally, R. y Brown, G. W., 2001. Reptiles and Habitat Fragmentation in the Box-ironbush Forests of Central Victoria, Australia: Predicting Compositional Change and Faunal Nested-ness. *Oecologia*, Volume 128, pp. 116-125.
- Mansour, F., Rosen, D. y Shulov, A., 1980. A survey of the spider populations (Araneae) in sprayed and unsprayed apple orchards in Israel and their ability to feed on larvae of Spodoptera littoralis (Boisd). *Acta Oecologica*, Issue 1, pp. 189-197.
- Maurer, R. y Hanggi, A., 1991. Katalog der Schweizerischen Spinnen. *Documenta faunistica Helvetiae*, Issue 12, pp. 2-33.
- Maveety, S. A., Browne, R. A. y Erwin, T. L., 2011. Carabidae diversity along an altitudinal gradient in a Peruvian cloud forest (Coleoptera). *Zookeys*, Issue 147, pp. 651-666.

- Mayer, E. y Thaler, K., 1995. Animal diversity at high altitudes in the Austrian Central Alps. In: F. Stuart, I. Chaplin y C. Korner, eds. *Arctic and alpine biodiversity patterns, causes and ecosystem consequences*. Berlin: Springer-Verlag, pp. 97-108.
- McCoy, E. D., 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *OIKOS*, 58(3), pp. 313-322.
- Mulder, C., 2004. Species evenness and productivity in experimental plant communities. *Oikos*, Issue 107, pp. 50-63.
- Mulligan, M. y Colaboradores, 2010. *Tropical Hidrology and Cloudforest Project*. [Online]
Available at: <http://ambiotek.com/website/content/view/12/35/>
[Accessed 6 Marzo 2013].
- Myers, N., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, Issue 403, pp. 853-858.
- Nakasuji, F., Yamanaka, H. y Korotani, K., 1973. The disturbing effect of micryphantid spiders on the larval aggregation of the tobacco cutworm *Spodotera litura* (Lepidoptera:Noctuidae). *Japanese Journal of Entomology*, Issue 41, pp. 220-227.
- Navarro, A. G., 1992. Altitudinal distribution of birds in Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor*, Volume 94, pp. 29-39.
- Nieuwenhuys, E., 2001. *Spiders of north-west Europe*. Netherlands: s.n.
- Otto, C. y Svensson, B. S., 1982. Structure of Communities of Ground-Living Spiders along Altitudinal Gradients. *Holarctic Ecology*, 5(1), pp. 35-47.
- Parra, R., 2012. Evaluación preliminar de la temperatura media en la superficie del Ecuador para el año 2010, obtenida mediante el modelo Weather Research Forecasting. *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 4(2), pp. 27-35.
- Platnick, N., 2000. *The World Spider Catalog-American Museum of Natural History*. [Online]
Available at: <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/INTRO1.html>
[Accessed marzo 2013].
- Primack, R. B., 2010. *Essentials of Conservation Biology*. Quinta edición ed. s.l.:Sinauer.
- Rahbeck, C., 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, Issue 27, pp. 200-205.

- Randall, M. M., 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution. *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in Northern England. *Journal of Animal Ecology*, Issue 51, pp. 993-1016.
- Rodriguez, L. O., 1996. *Diversidad biológica del Perú: zonas prioritarias para su conservación*. Lima: Proyecto FANPE GTZ-INRENA.
- Sanders, N. J., 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, Issue 25, pp. 25-32.
- Schimming, L., 2006. *Spider Eye Arrangements*. [Online] Available at: <http://bugguide.net/node/view/84423> [Accessed Diciembre 2012].
- Sierra, R., 1999. *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental / Editado por Rodrigo Sierra*. Quito: Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia.
- Sites, R. W., Willig, M. R. y Linit, M. J., 2003. Macroecology of Aquatic Insects: A Quantitative Analysis of Taxonomic Richness and Composition in the Andes Mountains of Northern Ecuador. *BIOTROPICA*, 35(2), pp. 226-239.
- Sorensen, L. L., Coddington, J. A. y Scharff, N., 2002. Inventorying and Estimating Subcanopy Spider Diversity Using Semiquantitative Sampling Methods in an Afrotropical Forest. *Environmental Entomology*, pp. 319-330.
- Stadmuller, T., 1987. *Cloud Forests in the Humid Tropics, A Bibliographic review*. Tokio: United Nations University y Turrialba, Costa Rica: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: s.n.
- Stevens, G. C., 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, Issue 133, pp. 893-911.
- Tanner, E. V., 1977. Four montane rain forests of Jamaica: a quantitative characterization of the floristics, the soils and the foliar mineral levels, and a discussion of interactions. *Journal of Ecology*, Issue 65, pp. 833-918.
- Terborgh, J., 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the Avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology*, Volume 56, pp. 562-576.
- The Nature Conservancy, 2011. *Ecuador Condor Bioserve*. [Online] Available at: <http://www.nature.org/ourinitiatives/regions/southamerica/ecuador/explore/condor-bioserve.xml> [Accessed marzo 2013].

- Vega, M., 2010. *Checklist of Spiders of Ecuador. Museo de Zoología de Invertebrados QCAZ*. [Online]
Available at: <http://www.biologia.puce.edu.ec/natura.php?c=906>
[Accessed marzo 2013].
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. y Field, R., 2001. Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, Volume 28, pp. 453-470.
- Wolda, H., 1987. Altitud, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society*, Issue 30, pp. 313-323.
- WWF, 2012. *Northern Andean Montane Forests*. [Online]
Available at:
http://wwf.panda.org/about_our_earth/ecoregions/northandean_montane_forests.cfm
[Accessed 19 Abril 2013].