

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ



VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

**VARIACIÓN ESTACIONAL DE PARASITOIDES KOINOBIONTES E
IDIOBIONTES (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) EN LA ISLA BARRO
COLORADO, PANAMÁ OESTE, REPÚBLICA DE PANAMÁ**

JAIRO MORA PRENDAS

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

SISTEMA DE BIBLIOTECAS DE LA
UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
(SIBIUP)

2018

[Handwritten mark]

**VARIACIÓN ESTACIONAL DE PARASITOIDES KOINOBIONTES E IDIOBIONTES
(HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) EN LA ISLA BARRO COLORADO, PANAMÁ
OESTE, REPÚBLICA DE PANAMÁ**

TESIS

Presentada como uno de los requisitos para optar al Título de Maestro en Ciencias
con Énfasis en Entomología

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

Permiso para su publicación total o parcial debe ser obtenido en la Vicerrectoría de
Investigación y Postgrado

Aprobado:

[Handwritten signature] Asesor

[Handwritten signature] Jurado

[Handwritten signature] Jurado

31 ENE 2019

[Handwritten vertical text]

DEDICATORIA

A mi madre: Cecilia Prendas Loria (†)

Por dame la vida y su apoyo incondicional en todos los momentos de su vida.

A mis hermanas: Silvia Paola, Yancy Mora

Por ser parte importante de mi crecimiento como persona y como profesional

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Programa Regional de Becas del Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD), por brindarme la oportunidad de estudiar en el extranjero con una beca completa de estudios. Al Dr. Héctor Barrios, del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (PCMENT) y al Dr. Donald Windsor del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), por la colecta y suministro de material biológico. Al Dr. Paul Hanson por las claves taxonómicas de suministradas. A mi amiga Candy Ramírez, por el préstamo de equipo óptico.

Agradezco especialmente a mi gran amiga y compañera Samanta Orellana, por la toda la ayuda brindada durante la maestría, por mostrarme el camino en el adecuado procesamiento de especímenes, entendimiento de claves taxonómicas, revisión de insectos, análisis estadísticos y redacción de tesis.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	11
ABSTRACT	12
1. INTRODUCCIÓN	13
2. ANTECEDENTES	14
3. OBJETIVOS	24
3.1 OBJETIVO GENERAL	24
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	24
4. MATERIALES Y MÉTODOS	25
4.1. SITIO DE ESTUDIO	25
4.2. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO	27
4.3. IDIOBIONTES Y KOINOBIOTES DE LA ISLA BARRO COLORADO	28
4.4. EFECTO DE FACTORES CLIMÁTICOS EN IDIOBIONTES Y KOINOBIOTES	31
5. RESULTADOS	32
5.1. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO	32
5.1.1. TEMPERATURA	32
5.1.2. PRECIPITACIÓN	33
5.1.3. HUMEDAD RELATIVA	35
5.2. IDIOBIONTES DE LA ISLA BARRO COLORADO	36
5.2.1. ABUNDANCIA DE IDIOBIONTES DE BCI	36
5.2.2. RIQUEZA DE IDIOBIONTES DE BCI	39
5.2.3. ESTACIONALIDAD DE IDIOBIONTES DE BCI	41
5.2.4. RESULTADOS POR SUBFAMILIAS DE IDIOBIONTES	41
5.2.4.1 Cryptinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	42

5 2 4 2 Ichneumoninae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	48
5 2 4.3 Pimplinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	53
5.3. KOINOBIOTES DE LA ISLA BARRO COLORADO	59
5.3.1. ABUNDANCIA DE KOINOBIOTES DE BCI	59
5.3.2. RIQUEZA DE KOINOBIOTES DE BCI	62
5.3.3. ESTACIONALIDAD DE KOINOBIOTES DE BCI	63
5 3.4 RESULTADOS POR SUBFAMILIAS DE KOINOBIOTES	64
5 3 4 1 Orthocentrinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	64
5 3 4.2 Campopleginae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	69
5 3 4.3 Anomalinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	74
5 3.4.4 Cremastinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad	76
5.4 EFECTO DE FACTORES CLIMÁTICOS EN IDIOBIOTES Y KOINOBIOTES	83
6. DISCUSIÓN	85
6.1. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO	85
6 2. ABUNDANCIA Y RIQUEZA DE IDIOBIOTES Y KOINOBIOTES DE BCI	85
6.3. VARIACIÓN ESTACIONAL DE IDIOBIOTES Y KOINOBIOTES DE BCI	86
7. CONCLUSIONES	88
8. RECOMENDACIONES	89
9. BIBLIOGRAFÍA	90
ANEXOS	92

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1.	Estrategias de reproducción de Ichneumonidae Neotropicales.	20
CUADRO 2.	Comparación de la abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	37
CUADRO 3.	Comparación de la abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	43
CUADRO 4.	Riqueza y abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	45
CUADRO 5.	Comparación de la abundancia Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	49
CUADRO 6.	Riqueza y abundancia de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	51
CUADRO 7.	Comparación de la abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	55
CUADRO 8.	Riqueza y abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	56
CUADRO 9.	Comparación de la abundancia de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	60
CUADRO 10.	Comparación de la abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	66
CUADRO 11.	Riqueza y abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	68
CUADRO 12.	Riqueza y abundancia de Campopleginae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	73
CUADRO 13.	Riqueza y abundancia de Anomaloniinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	76
CUADRO 14.	Comparación de la abundancia de Cremastinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017	80
CUADRO 15.	Riqueza y abundancia de Cremastinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017	81

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.	Ubicación del sitio de estudio (Isla Barro Colorado) en la República de Panamá.	26
FIGURA 2.	Serie de tiempo para la temperatura registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro.	32
FIGURA 3.	Serie de tiempo para la precipitación registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro.	33
FIGURA 4.	Promedios mensuales de precipitación de la Isla Barro Colorado, registrados de 1990 a 2017 por la estación El Claro.	34
FIGURA 5.	Serie de tiempo para la humedad relativa registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro.	35
FIGURA 6.	Abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	36
FIGURA 7.	Abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por temporada, de los años 2014 a 2017.	38
FIGURA 8.	Curvas de acumulación de especies de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017.	40
FIGURA 9.	Serie de tiempo para la abundancia de Idiobiontes registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	41
FIGURA 10.	Abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	42
FIGURA 11.	Morfoespecies de Cryptinae de la Isla Barro Colorado.	46
FIGURA 12.	Serie de tiempo para la abundancia de Cryptinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	47
FIGURA 13.	Abundancia de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	48
FIGURA 14.	Morfoespecies de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado.	52
FIGURA 15.	Serie de tiempo para la abundancia de Ichneumoninae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	53

FIGURA 16.	Abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017	54
FIGURA 17.	Morfoespecies de Pimplinae de la Isla Barro Colorado.	57
FIGURA 18.	Serie de tiempo para la abundancia de Pimplinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	58
FIGURA 19.	Abundancia de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	59
FIGURA 20.	Abundancia de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017.	61
FIGURA 21.	Curvas de acumulación de especies de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017.	63
FIGURA 22.	Serie de tiempo para la abundancia de Koinobiontes registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	64
FIGURA 23.	Abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	65
FIGURA 24.	Morfoespecie de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado.	67
FIGURA 25.	Serie de tiempo para la abundancia de Orthocentrinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017	68
FIGURA 26.	Abundancia de Campopleginae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	69
FIGURA 27.	Morfoespecies de Campopleginae de la Isla Barro Colorado.	71
FIGURA 28.	Serie de tiempo para la abundancia de Campopleginae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	74
FIGURA 29.	Abundancia de Anomaloniinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	75
FIGURA 30.	Morfoespecies de Anomaloniinae de la Isla Barro Colorado.	77
FIGURA 31.	Serie de tiempo para la abundancia de Anomaloniinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	78
FIGURA 32.	Abundancia de Cremastinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017.	79
FIGURA 33.	Morfoespecies de Cremastinae de la Isla Barro Colorado.	82
FIGURA 34.	Serie de tiempo para la abundancia de Cremastinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017.	82

FIGURA 35.	Análisis de Correspondencia Canónica, efecto de los factores climáticos sobre la abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes de la Isla Barro Colorado.	83
FIGURA 36.	Análisis Dimensional No Métrico (NMDS) de las temporadas climáticas en función de la abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes de la Isla Barro Colorado.	84

ABREVIATURAS

BCI	Isla Barro Colorado
PCMENT	Programa Centroamericano de Maestría en Entomología
K	Koinobionte
I	Idiobionte
N	Endoparásitoide
C	Ectoparásitoide
msnm	metros sobre el nivel del mar
mm	milímetros de lluvia
°C	grados centígrados
ACC	Análisis de correspondencia Canónica
NMDS	Análisis Dimensional No Métrico
cv	Coefficiente de variación
mps	Morfoespecies
STRI	Smithsonian de Investigaciones Tropicales

RESUMEN

Se evaluó la variación estacional de parasitoides Idiobiontes y Koinobiontes (Hymenoptera: Ichneumonidae) de la Isla Barro Colorado, Panamá, con colectas semanales obtenidas durante cuatro años consecutivos (i.e. 2014-2017). Se obtuvo un total de 10,580 ejemplares de Ichneumonidae, de los cuales el 61% (n=6,460) son Idiobiontes (i.e. Cryptinae, Ichneumoninae, Pimplinae, Rhyssinae, Labeninae, Brachycyrtinae), y el 39% (4,120) son Koinobiontes (i.e. Anomaloninae, Banchinae, Campopleginae, Cremastinae, Mesochorinae, Metopiinae, Ophioninae, Orthocentrinae, Oxythorinae, Tersilochinae, Tryphoninae). En total, se observó una mayor abundancia de Idiobiontes en 2015 (n=1,891) y una menor cantidad en 2017 (n=1,191), con diferencia significativa ($X^2=30.438$, g.l=3, $p=1.2 \times 10^{-6}$, Kruskal-Wallis). La mayor abundancia de Koinobiontes se observó en 2014 (n=1,737) y la menor, en 2016 (n=469), con diferencia significativa ($X^2=45.273$, g.l=3, $p=2.2 \times 10^{-6}$). Al evaluar la abundancia por temporadas (i.e. seca y lluviosa), los Idiobiontes mostraron preferencia por la temporada seca (n=3,913), con una abundancia significativamente mayor ($W=396530$, $p=2.2 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test) a la de la temporada lluviosa (n=2,547). Los Koinobiontes también mostraron preferencia por la temporada seca (n=2,138), con diferencia significativa con la abundancia de la temporada lluviosa (n=1,982; $W=491340$, $p=0.027$ Wilcoxon test). En total, se registraron 48 especies de Idiobiontes y 48 de Koinobiontes. Ambos grupos presentaron una mayor riqueza en el año 2014, mientras que la menor riqueza de Idiobiontes se observó en 2016 (36 msp.), y la de Koinobiontes, en 2017 (32 msp.). Se concluye que, tanto la abundancia como la riqueza de Idiobiontes y Koinobiontes, se vio afectada por las anomalías climáticas (i.e. El Niño y La Niña) presentes durante los años de estudio. Los Idiobiontes, evidenciaron una respuesta positiva a las condiciones de mayor temperatura y menor humedad en el sistema (i.e. El Niño, 2015), mientras que, los Koinobiontes, mostraron preferencia por las condiciones de mayor humedad de la temporada lluviosa. No obstante, mostraron una mayor sensibilidad a las condiciones extremas, tanto de sequía como de lluvias, como consecuencia de las anomalías climáticas.

ABSTRACT

The seasonal variation of Idiobiont and Koinobiont parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) was evaluated in Barro Colorado Island, Panama, with weekly surveys during four consecutive years (i.e. 2014-2017). A total of 10,580 ichneumonid wasps were obtained, of which 61% (n=6,460) were Idiobiont parasitoids (i.e. Cryptinae, Ichneumoninae, Pimplinae, Rhyssinae, Labeninae, Brachycyrtinae), and 39% (4,120) were Koinobiont parasitoids (i.e. Anomaloninae, Banchinae, Campopleginae, Cremastinae, Mesochorinae, Metopiinae, Ophioninae, Orthocentrinae, Oxythorinae, Tersilochinae, Tryphoninae). The highest abundance of Idiobiont parasitoids was registered in 2015 (n=1,891), and the lowest in 2017 (n=1,191), with a significant difference ($X^2=30.438$, $g.l=3$, $p=1.2 \times 10^{-6}$, Kruskal-Wallis). The highest abundance of Koinobiont parasitoids was observed in 2014 (n=1,737) and the lowest in 2016 (n=469), with significant difference ($X^2=45.273$, $g.l=3$, $p=2.2 \times 10^{-6}$). Between seasons (i.e. dry and wet), Idiobiont parasitoids showed preference for the dry season ($W=396530$, $p=2.2 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test). The Koinobiont parasitoids also showed preference for the dry season, with difference significant (n=1,985; n=1,982; $W=491340$, $p=0.027$ Wilcoxon test). In total, both parasitoid groups presented the same species richness (48 msp.). The highest amount of species was registered in 2014 for Idiobiont (42 msp.) and Koinobiont parasitoids (40 msp.). The lowest species richness was registered during 2016 for Idiobiont parasitoids (36 msp.) and during 2017 for Koinobiont parasitoids (32 msp.). It is evident that both abundance and species richness of Idiobiont and Koinobiont parasitoid wasps are affected by climatic anomalies (i.e. El Niño y La Niña), registered during the studied years. The presence of Idiobiont parasitoids was associated with higher temperatures and lower humidity rates of the dry season, and Koinobiont parasitoids presence was associated with higher humidity rates of wet season. However, the last group showed a greater sensitivity to extreme conditions of both El Niño and La Niña phenomena.

1. INTRODUCCIÓN

Los miembros de la familia Ichneumonidae son las avispas parasitoides con mayor diversidad dentro del orden Hymenoptera (Ruiz *et al.*, 2014). Esta familia posee más de 24,200 especies descritas a nivel mundial, de las cuales más de 7,700 pertenecen a la Región Neártica, y más de 7,400 a la Región Neotropical (Ruiz 2015). Todas las especies de avispas parasitoides se encuentran agrupadas dentro de 42 subfamilias y más de 465 géneros (Yu, 2014). Estos insectos se encuentran ampliamente distribuidos a nivel mundial; pudiendo ser encontrados en la mayoría de los hábitats terrestres, con excepción de las zonas polares (Ruiz, 2012).

La mayoría de las subfamilias de Ichneumonidae son parasitoides de grupos específicos de insectos holometábolos, especialmente inmaduros de los órdenes Coleoptera, Lepidoptera y Diptera y, según su estrategia de parasitismo, dependiendo si matan inmediatamente al hospedero, o este queda con vida posteriormente a la parasitación, pueden dividirse en idiobiontes y koinobiontes, respectivamente (Gauld, 1988; Onody, 2005). En general, el ciclo biológico de Ichneumonidae, igual que los de otros insectos, está determinado principalmente por las condiciones bióticas (p.e. disponibilidad de hospederos) y abióticas (p.e. factores climáticos) del medio en donde se desarrollan (Régnière, 2009; López *et al.*, 2009).

Panamá es un país tropical que presenta a lo largo del año dos temporadas climáticas bien definidas (i.e. temporada seca, 308 mm de lluvia; temporada lluviosa, 2329 mm de lluvia); la temporada seca generalmente se extiende de enero a marzo, y la temporada lluviosa se presenta en los meses de junio a noviembre (Gonzales *et al.*, 2007). Asimismo, entre las dos temporadas existe un periodo de transición climático, que ocupa los meses de mayo y abril (Cruz *et al.*, 2012; Paton, 2016). La duración de estas temporadas se ven afectadas con la ocurrencia de fenómenos climáticos como El Niño (i.e. sequía, 2015-inicio 2016) y La Niña (i.e. altas precipitaciones, final 2016) (Paton, 2016) (STRI, 2015).

En Panamá, se ha evaluado la fluctuación de las poblaciones de Ichneumonidae de acuerdo con los cambios de precipitación y temperatura a lo largo del año, evidenciando una mayor abundancia de estos parasitoides en los meses de mayor humedad, presuntamente debido a una mayor presencia de hospederos (Shapiro & Pickering, 2000). Se conoce que los parasitoides más especializados (i.e. koinobiontes) son más susceptibles a los cambios climáticos por ser más dependientes de sus hospederos (Veijalainen, 2014), por lo que se esperaría que cualquier cambio extremo en las condiciones climáticas tenga una mayor influencia en sus poblaciones, que en las de los Ichneumonidae menos especializados (i.e. idiobiontes) (Quicke, 2015). Con base en lo anterior, se evaluó si los cambios en los patrones climáticos en la temperatura, humedad y precipitación, son determinantes en la dinámica poblacional de la familia, de acuerdo con su estrategia de parasitismo.

2. ANTECEDENTES

2.1. FAMILIA ICHNEUMONIDAE

2.1.1 GENERALIDADES

Esta familia posee más de 24,000 especies, en 1575 géneros, descritas a nivel mundial (Aguilar *et al.*, 2013), de las cuales más 7,700 pertenecen a la región Neártica y más de 7,400 de la región Neotropical (Ruíz, 2015). La familia Ichneumonidae se divide en 42 subfamilias (Yu 2014), agrupadas en siete clados (y dos subfamilias sin posición) según el trabajo de Quicke (2015), presentados a continuación:

Familia Ichneumonidae Latreille, 1802

Clado Xoridiformes

Subfamilia Xoridinae Shuckard, 1840

Clado Labeniformes

Subfamilia Labeninae Ashmead, 1900

“Grupo Gondwánico”

Subfamilia Brachycyrtinae Viereck, 1919

Subfamilia Clasinae

Subfamilia Pedunculinae Porter 1998

Clado Pimpliformes

Subfamilia Acaenitinae Förster, 1

Subfamilia Colyriinae Cushman, 1924

Subfamilia Cylloceriinae Wahl, 1990
Subfamilia Diacritinae Townes, 1965
Subfamilia Diplazontinae Viereck, 1918
Subfamilia Orthocentrinae Förster, 1868
Subfamilia Pimplinae Wesmael, 1854
Subfamilia Poemeniinae Narayanan & Lal, 1953
Subfamilia Rhyssinae Morley, 1913

Clado Ichneumoniformes

Subfamilia Adelognathinae Thomson, 1888
Subfamilia Agriotypinae Haliday, 1838
Subfamilia Alomyinae Förster, 1869
Subfamilia Cryptinae Kirby, 1837
Subfamilia Ichneumoninae Latreille, 1802

Clado Orthopelmiformes

Subfamilia Orthopelmatinae Schiedeknecht 1910

Clado Ophioniformes

Subfamilia Anomaloninae Viereck, 1918
Subfamilia Banchinae Wesmael, 1845
Subfamilia Campopleginae Förster, 1869
Subfamilia Cremastinae Förster, 1869
Subfamilia Ctenopelmatinae Förster, 1869
Subfamilia Hybriozontinae Blanchard, 1845
Subfamilia Lycorininae Cushman & Rohwer, 1920
Subfamilia Mesochorinae Förster, 1869
Subfamilia Metopiinae Förster, 1869
Subfamilia Nesomesochorinae Ashmead, 1905
Subfamilia Ophioninae Shuckard, 1840
Subfamilia Oxytorinae Thomson, 1883
Subfamilia Stilbopinae Townes & Townes, 1949
Subfamilia Sisyrostolinae Seyrig, 1932

Subfamilia Tatogastrinae Wahl, 1990
Subfamilia Tersilochinae Schmiedeknecht 1910
Subfamilia Tryphoninae Shuckard 1840

Sin posición definida

Subfamilia Eucerotinae Seyrig, 1934
Subfamilia Microleptinae Townes, 1958

Los Ichneumonidae son insectos ampliamente distribuidos a nivel mundial; que pueden ser encontrados en la mayoría de hábitat terrestres, excepto las zonas polares. No obstante, su mayor abundancia y diversidad se presenta en las regiones húmedas y tropicales (Ruíz, 2012).

Morfológicamente se caracterizan por ser avispas de tamaño variable (2 – 61 milímetros) con antenas filiformes de más de 16 segmentos (Hanson y Gauld, 2006). Se distinguen de la familia Braconidae por la presencia de las venas 2m-cu y una celda compuesta por 1M+1R1 (formada por la ausencia de las venas Rs+M) en las alas anteriores. Además, presentan los tergos metasomales 2 y 3 usualmente separados por una sutura flexible (Fernández *et al.*, 2006).

La mayoría de las subfamilias de Ichneumonidae son parasitoides de grupos específicos de insectos holometábolos, especialmente inmaduros de Coleoptera, Lepidoptera y Diptera. No obstante, algunas subfamilias parasitan los insectos disponibles en el ambiente incluyendo otros himenópteros (Onody, 2005). Comportamiento que la diferencia de la familia Braconidae, en cuyo grupo el hiperparasitismo nunca está presente (Hanson y Gauld, 2006).

2.1.2. IMPORTANCIA DE ICHNEUMONIDAE

Dentro de esta familia se incluyen insectos con gran importancia ecológica, encargados de regular las poblaciones de otros organismos, a través de su alta capacidad parasítica (Ruíz *et al.*, 2000). Sus hábitos parasíticos asociados a su gran distribución geográfica, ha convertido a este grupo de avispas en indicadores del estado del ecosistema; debido a que su éxito reproductivo se encuentra asociado de manera directa con la diversidad y abundancia de los hospederos que atacan (Ruíz *et al.*, 2014).

Muchas especies de Ichneumonidae han sido utilizadas para el control biológico de plagas agrícolas (Ruíz *et al.*, 2012). Las subfamilias Campopleginae y Cremastinae, por ejemplo, son las más importantes en el combate de lepidópteros plagas en cultivos como arroz, maíz y caña de azúcar; seguidas de Ichneumoninae, Ophioninae y Pimplinae (Hanson y Gauld, 2006). En campos agrícolas de México han sido reportadas 59 especies de Ichneumonidae parasitando 33 especies plagas (Ruiz 2010). Algunas especies neotropicales han sido introducidas a Estados Unidos para combatir lepidópteros de la familia Noctuidae (Hanson y Gauld, 2006).

2.1.3. ESTRATEGIAS DE REPRODUCCIÓN DE ICHNEUMONIDAE

Todas las hembras de Ichneumonidae poseen antenas altamente especializadas en la captación de compuestos químicos emitidos de forma indirecta por sus hospederos; por esta razón es frecuente encontrarlas sobre la vegetación y troncos en busca de presas que parasitar (Padrón, 2007). Durante el proceso de ovoposición, la hembra inyecta sustancias venenosas con su ovipositor dentro del cuerpo de su hospedero, con el fin de modificar su conducta; induciendo un retraso en el desarrollo, pérdida de apetito e inactividad general (Rodríguez *et al.*, 2006). También provocan una inhibición del sistema inmunológico del huésped, impidiendo que éste se defienda y encapsule los huevos ovipositados (Martínez, 2010).

La reproducción de los Ichneumonidae puede ser clasificada dependiendo del vigor y cantidad de veneno inyectado durante la oviposición; siendo las categorías de koinobiosis e idiobiosis, las estrategias de reproducción más importantes en esta familia de insectos (Hanson y Gauld, 2006). Ambas estrategias pueden ser reclasificadas en cuatro categorías: koinobiontes endoparasitoides, koinobiontes ectoparasitoides, idiobiontes endoparasitoides e idiobiontes ectoparasitoides (Cuadro 1). Las cuales surgen por la combinación del tipo de estrategia y el lugar donde el huevo es ovipositado (Hanson, 1990).

2.1.3.1. IDIOBIOSIS

Esta estrategia o mecanismo de parasitismo consiste en la paralización completa del hospedero, mediante la inyección de un sedante que paraliza e impide el desarrollo de los insectos parasitados (Capinera, 2008). La principal desventaja de este mecanismo es la incapacidad del hospedero para protegerse de otros enemigos naturales después de ser parasitado; problema que algunas subfamilias han solucionado mediante la parasitación de larvas y pupas de insectos endófitos. A pesar de que la dificultad para localizar presas ocultas es mayor, la protección de los tejidos vegetales asegura el bienestar de la progenie (Gauld, 1988).

Los parasitoides que utilizan la Idiobiosis como mecanismo de reproducción, pueden presentar dos vías de desarrollo post-embionario; es decir que pueden crecer dentro de los tejidos de su hospedero en forma endoparasitaria o que pueden desarrollarse sobre su cutícula mediante la idiobiosis ectoparasitaria (Hanson y Gauld, 2006). En ambos casos, el parasitoide no necesita de estrategias especializadas para su desarrollo, debido a que el sistema metabólico del huésped se encuentra inactivo (Hanson, 1990).

Generalmente los parasitoides idiobiontes son muy utilizados en el control biológico debido a que presentan hábitos generalistas y poco especializados (matan a la presa e impiden su crecimiento de forma inmediata). Además, las hembras viven más tiempo en el sistema y actúan como depredadores naturales (Hanson, 1990).

2.1.3.2. KOINOBIOSIS

Contrario al mecanismo anterior, los Ichneumonidae koinobiontes permiten que el hospedero parasitado continúe con su desarrollo normal hasta su periodo de pupación, aprovechando el comportamiento normal del hospedero para proteger a su progenie (Capinera, 2008). Una vez el hospedero entra a etapa de pupación, los mecanismos koinobiontes se activan, el hospedero es paralizado y el huésped consume sus tejidos (Gauld, 1988). La principal ventaja de este mecanismo es el bajo costo energético en búsqueda de hospederos, debido que generalmente parasitan larvas fitófagas que se encuentran expuestas sobre estructuras vegetales (Hanson y Gauld, 2006). Al igual que en la idiobiosis, las avispas koinobiontes pueden presentar koinobiosis endoparasitaria o ectoparasitaria (Gauld, 1988). Al contrario de los parasitoides idiobiontes, este grupo de parasitoides deben poseer adaptaciones especializadas para sobrevivir al metabolismo y desarrollo de su hospedero (Hanson, 1990). Estas adaptaciones hacen que los koinobiontes sean menos polífagos que los idiobiontes.

CUADRO 1. Estrategias de reproducción de Ichneumonidae Neotropicales. El sombreado negro indica los grupos presentes en Panamá. K= Koinobionte, I= Idiobionte, N= Endoparasitoide, C= Ectoparasitoide

SUBFAMILIA	BIOLOGÍA	HOSPEDERO	PRESENCIA EN PANAMÁ	REFERENCIA
Acaenitinae	K-N?	Coleoptera (Curculionidae y otros)		Wahl <i>et al.</i> , 1998, Hanson <i>et al.</i> , 2006, Maquart <i>et al.</i> , 2015
Anomalinae	K-N	Lepidoptera y Coleoptera (Tenebrionidae)		Hanson <i>et al.</i> , 2006, Rodríguez <i>et al.</i> , 2009
Banchinae	K-N	Lepidoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Brachycyrtinae	I-C	Neuroptera (Chrysopidae)		Hanson <i>et al.</i> , 2006, Onody <i>et al.</i> , 2009
Campopleginae	K-N	Lepidoptera, Hymenoptera (Symphyta), Coleoptera (fitófagos)		Hanson <i>et al.</i> , 2006, Rousse <i>et al.</i> , 2013
Cremaestinae	K-N	Lepidoptera, coleoptera (fitófagos)		Hanson <i>et al.</i> , 2006; Shapiro <i>et al.</i> , 2000
Cryptinae	I/K-C	Lepidoptera, Hymenoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006; Shapiro <i>et al.</i> , 2000
Ctenopelmatinae	K-N	Hymenoptera (Symphyta), Lepidoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Cylocerinae	K-N	Diptera (Tipulidae)		Hanson <i>et al.</i> , 2006, Rodríguez <i>et al.</i> , 2009, Khalaim <i>et al.</i> , 2017
Diplazontinae	K-N	Diptera (Syrphidae)		Wahl <i>et al.</i> , 1998; Hanson <i>et al.</i> , 2006; Ashkan <i>et al.</i> , 2008
Eucerotinae	K-	Lepidoptera, Hymenoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006

		(Symphyta),		
Ichneumoninae	I/K-N	Lepidoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006; Shapiro <i>et al.</i> , 2000
Labeninae	I-C	Coleoptera, Hymenoptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Lycorininae	K- N/E?	Lepidoptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Mesochorinae	K-N	Otros parasitoides (hiperparasitoides)		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006; Rodríguez <i>et al.</i> , 2009; Rousse <i>et al.</i> , 2013
Metopiinae	K-N	Lepidoptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Neorhacodinae	?	Hymenoptera (Crabronidae)		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Nesomesochorinae	K	Desconocido		Hanson <i>et al.</i> , 2006;
Ophioninae	K-N	Lepidoptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Orthocentrinae	K-N	Diptera		Wahl <i>et al.</i> , 1998; Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Oxytorinae	K-N	Diptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006; Rodríguez <i>et al.</i> , 2009
Pedunculinae	Desonocido	huevos de arañas		Hanson <i>et al.</i> , 2006; Rousse <i>et al.</i> , 2013
Phrudinae	K	Coleoptera		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Pimplinae	I/K- N/C	Insectos holometábolos, arañas		Wahl <i>et al.</i> , 1998; Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006; Ashkan <i>et al.</i> , 2008
Poementinae	I	Coleoptera, Hymenoptera (Apoidea)		Wahl <i>et al.</i> , 1998; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Rhyssinae	I-C	Coleoptera, Hymenoptera (Siricoidea)		Wahl <i>et al.</i> , 1998; Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006; Rodríguez <i>et al.</i> , 2009
Stibopinae	K	Lepidoptera (Incurvaridae)		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Tatogastrinae	Desonocido	Desconocido		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Tersilochinae	K-N	Coleoptera		Shapiro <i>et al.</i> , 2000; Hanson <i>et al.</i> , 2006
Tryphoninae	K-C	Lepidoptera, Hymenoptera(Symphyta)		Hanson <i>et al.</i> , 2006
Xoridinae	I-C	Coleoptera en madera Hymenoptera (Symphyta)		Hanson <i>et al.</i> , 2006; Rousse <i>et al.</i> , 2013; Varga 2014

2.1.4. ESTACIONALIDAD DE ICHNEUMONIDAE

Al igual que la mayoría de los insectos, los Ichneumonidae son susceptibles a las variaciones ambientales de su entorno (Pérez *et al.*, 2016); siendo los factores climáticos (p.e. precipitación y humedad) y la disponibilidad de hospederos, los principales elementos que regulan ocurrencia y proliferación (Shapiro *et al.*, 2000; López

et al., 2009). Sin embargo, no todos los insectos reaccionan igual ante las mismas condiciones (Wolda, 1978). Algunas especies pueden presentar una fuerte sincronía con los patrones climáticos, mientras que otras presentan fluctuaciones de abundancia que no están relacionadas con las estaciones climáticas (Wolda *et al.*, 1981).

A pesar de que las zonas tropicales mantienen condiciones climáticas relativamente constantes durante el año. La temporada seca y lluviosa regulan la ocurrencia y reproducción de muchas especies insectiles (Wolda, 1998). Algunos estudios han demostrado que los insectos están capacitados para percibir cambios en su entorno físico y reaccionar biológicamente ante estos. Esta respuesta es conocida como estacionalidad (Powell *et al.*, 2005; Wolda, 1978).

Otro factor que podría influir en la variación estacional de Ichneumonidae es la presencia de fenómenos climáticos, como los Eventos de Oscilación del Sur (ENOS), más conocidos como El Niño y la Niña (Anexo 1). Estos eventos oceánicos y atmosféricos afectan a la temperatura media global de la Tierra y provocan alteraciones extremas en el ciclo hidrológico (i.e. lluvias torrenciales y sequías). Estos eventos son provocados por variaciones de los vientos ecuatoriales, los cuales provocan cambios térmicos en la superficie del océano y en su circulación (Zambrano, 1986). Estos cambios térmicos a su vez modulan el comportamiento de las lluvias en el continente, haciendo que en algunas zonas el régimen de precipitación aumente, mientras que en otras regiones disminuya (IMN, 2017; INTA, 2018). El fenómeno ENOS consta de dos fases (i.e. positiva, negativa); que giran en torno a la temperatura superficial del agua ($\pm 0.5^{\circ}\text{C}$), incrementos trimestrales de la temperatura por encima de 0.5°C marcan la presencia del Fenómeno del Niño. Mientras que descensos inferiores a los -0.5 indican la presencia de un Fenómeno de la Niña (INTA, 2018; Anexo 1). De una forma más específica, la presencia de El Niño genera variaciones que incluyen reducción en la cantidad de lluvia, cobertura de las nubes, incrementos en la radiación solar y temperatura. Mientras que con el fenómeno de La Niña ocurre lo opuesto (Lagos, 2014).

Estos cambios atípicos en el patrón de las variables climáticas de una región provocan alteraciones en las poblaciones insectiles, debido a que su ciclo biológico está

determinado principalmente por las condiciones ambientales del medio donde se reproducen (i.e. temperatura, precipitaciones, humedad relativa). Provocando el surgimiento de insectos plagas y reducción de otros organismos de importancia en los ecosistemas (Régnière,2009).

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

- Investigar el efecto de la variación climática sobre la fluctuación poblacional de los parasitoides Idiobiontes y Koinobiontes (Hymenoptera: Ichneumonidae) en la Isla Barro Colorado (BCI), Panamá.

3.1.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la riqueza y abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes de BCI, de los años 2014 al 2017.
- Evaluar el efecto de las variables climáticas en la riqueza, abundancia y estacionalidad de Idiobiontes y Koinobiontes de BCI, de 2014 a 2017.
- Evaluar el efecto de los fenómenos de El Niño (i.e. 2015-2016) y La Niña (i.e. 2017) sobre la fluctuación poblacional de Idiobiontes y Koinobiontes en BCI.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. SITIO DE ESTUDIO

La presente investigación fue realizada en la Isla Barro Colorado (BCI), ubicada en la Provincia de Panamá Oeste, cerca de la frontera de la Provincia de Colón (9°9'N, 79°50'W) (Figura 1), a 164 msnm.

Barro Colorado es una isla de origen artificial, establecida en 1914 con la creación del canal de Panamá (Windsor, 1990). Durante los trabajos realizados en función al canal, se represaron las aguas del río Chagres; el agua cubrió las tierras bajas y originaron el lago Gatún. Mientras que las tierras altas quedaron descubiertas formando islas en la sección media del lago (Eisenmann, 1952). BCI es la isla más grande del lago Gatún, posee una extensión territorial aproximada de 1642 hectáreas, caracterizadas por la presencia de vegetación típica de un bosque húmedo tropical. Con temperaturas que oscilan entre los 25°C a 30°C y precipitaciones anuales de 2377 mm de lluvia.

El año meteorológico, se divide en dos temporadas climáticas bien definidas; la temporada seca con una duración aproximada de 5 a 6 meses, generalmente inicia en diciembre y finaliza a mediados de mayo; y la temporada lluviosa de 6 a 7 meses, ocupa los meses de junio a inicios de noviembre (Eisenmann, 1952, Barone, 1998).

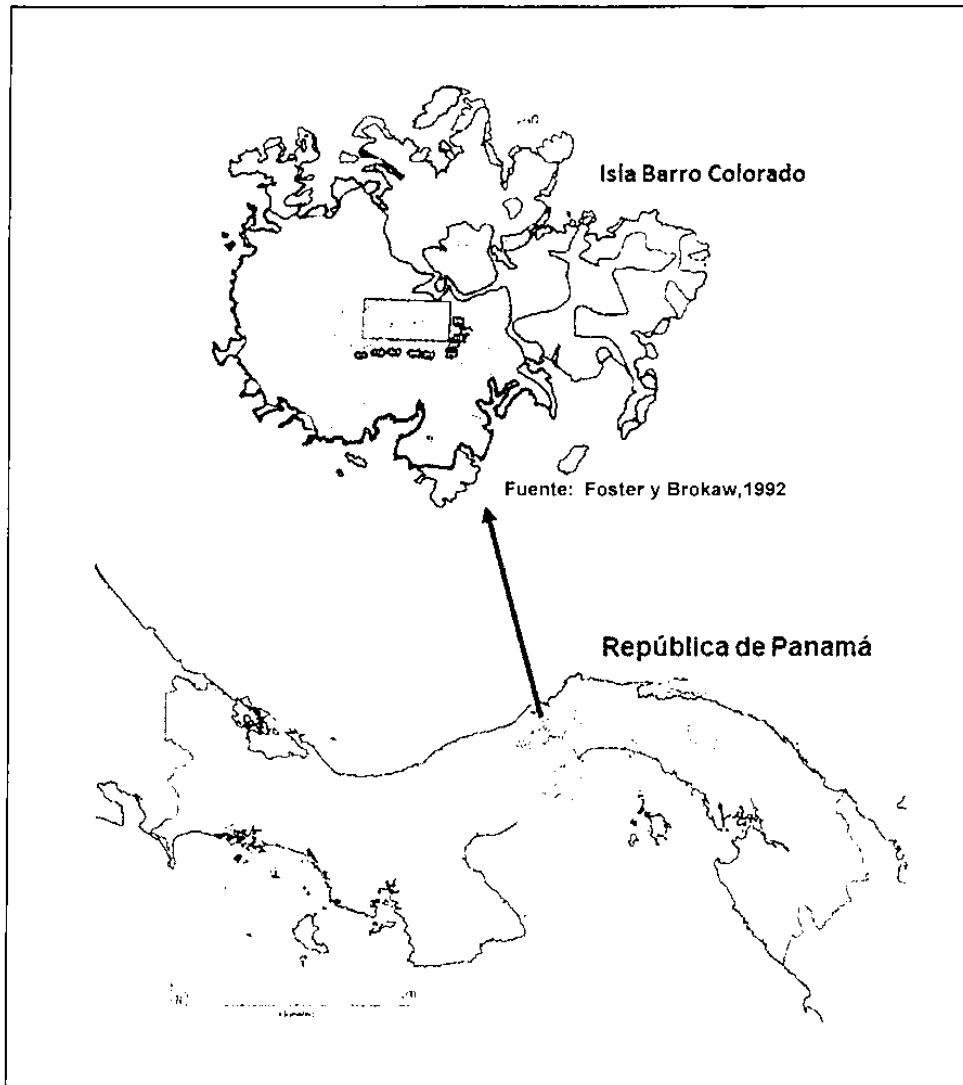


FIGURA 1. Ubicación del sitio de estudio (Isla Barro Colorado) en la República de Panamá.

4.2. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO

4.2.1. OBTENCIÓN Y PROCESAMIENTO DE DATOS CLIMÁTICOS

Los datos meteorológicos analizados en la presente investigación fueron obtenidos del sitio web del Instituto de investigaciones Tropicales Smithsonian (http://biogeodb.stri.si.edu/physical_monitoring/research/barro_colorado), de este sitio se extrajeron los registros de temperatura, precipitación y humedad relativa de cuatro años (i.e. 2014, 2015, 2016 y 2017).

Todas las variables analizadas fueron registradas en intervalos de 15 minutos por la estación meteorológica Clearing, la cual se encuentra activa en la isla desde el año 1972. Variables como temperatura (°C) y humedad relativa (%) son registradas por el sensor Campbell Scientific CS215 cada 10 minutos durante todo el año. Por otra parte, precipitación (mm de lluvia acumulada) se mide electrónicamente todos los días, utilizando cubos de inflexión del Modelo TB3 de Servicios Hidrológicos.

Se elaboró una base de datos en Excel con los promedios semanales y mensuales de temperatura, humedad relativa y lluvia, acorde a los cuatro años de colecta. Para las variables de temperatura y humedad relativa; se registran los valores máximos, mínimos y promedios; en cuanto a la lluvia se registró los valores acumulados semanales de los cuatro años de muestreo. De manera conjunta se elaboró segunda base de datos en Excel con la lluvia acumulada mensual de últimos 28 años en la Isla.

4.2.3. ANÁLISIS DE DATOS CLIMÁTICOS

Las variables climáticas fueron analizadas a través de series de tiempo, generadas con el programa estadístico R estudio versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

4.3. IDIOBIONTES Y KOINOBIONTES DE LA ISLA BARRO COLORADO

4.3.1. COLECTA DE ESPECÍMENES

Las colectas fueron realizadas en una parcela de bosque tropical de 50 hectáreas, establecida como parte del proyecto mundial de estudio de bosques tropicales ForestGeo® (<http://www.forestgeo.si.edu/>), manejado por personal del Smithsonian Tropical Research Institute. Como parte del monitoreo de insectos, en dicha parcela se encontraban activas diez trampas Malaise de forma permanente, las cuales fueron revisadas cada semana desde el año 2000 hasta inicios del 2018.

Para este estudio se utilizaron las muestras obtenidas durante cuatro años (i.e. 2014-2017), equivalentes a 2,080 muestras, obtenidas de las diez trampas con 52 repeticiones anuales. Durante cada semana, las muestras de insectos de las diez trampas fueron depositadas en bolsas Whirl-Pack® y etiquetadas con los datos de colecta. Posteriormente, fueron transportadas al edificio del Programa Centroamericano de Maestría de la Universidad de Panamá, para ser divididos en tres submuestras: Coleoptera, Hymenoptera y residuos (otros órdenes). No obstante, para la realización de este estudio únicamente se trabajó con las submuestras de Hymenoptera.

4.3.2. PROCESAMIENTO E IDENTIFICACIÓN DE MUESTRAS

Se realizó la separación los especímenes de la familia Ichneumonidae, contenidos en las submuestras de Hymenoptera colectadas durante los años 2014, 2015, 2016 y 2017. Se elaboró, una caja entomológica de especímenes voucher; los cuales fueron montados en alfileres entomológicos, con sus respectivas etiquetas de ubicación y clasificación taxonómica. De manera conjunta se procedió a la confección de una colección en liquido de cada una de las subfamilias identificadas. Para la creación de esta colección, se utilizó viales

plásticos herméticos de 1.5 ml; debidamente etiquetados y clasificados por mes y año de colecta.

Cada uno de los ejemplares extraídos de cada submuestra, fue identificado a nivel de subfamilia y morfoespecie, examinando sus características morfológicas externas, utilizando claves taxonómicas (Hanson y Gauld, 2006; Whal, 2002). Con el fin de disminuir el sesgo por dimorfismo sexual en la determinación de las morfoespecies, esta se realizó con base en las hembras. Posteriormente, los machos se asignaron a las morfoespecies obtenidas más similares.

Todas las morfoespecies fueron fotografiadas con la ayuda de un estereoscopio Konus® Crystal-45 y una cámara celular Samsung Galaxy S8+. Posteriormente las fotografías fueron editadas digitalmente para mejorar su calidad de brillo y contraste.

4.3.3. CONFORMACIÓN DE GRUPOS ECOLÓGICOS

Las subfamilias de Ichneumonidae obtenidas, fueron clasificadas en dos grupos ecológicos de acuerdo con sus estrategias de reproducción (i.e. Idiobiontes y Koinobiontes) utilizando información disponible en literatura actualizada (Shapiro y Pickering, 2000; Hanson y Gauld, 2006).

4.3.4. ANÁLISIS DE DATOS

Los datos obtenidos fueron almacenados en una base de datos en Excel®, a partir de la cual se generaron las matrices necesarias para elaborar los análisis.

Abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes de BCI

Mediante el test de Shapiro-Wilk, se comprobó la normalidad de los datos correspondientes a la abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes por año, mes y temporadas climáticas (i.e. seca, lluviosa) de colecta. Dado que, la normalidad

de los datos fue rechazada, la abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes se evaluó utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon al realizar dos comparaciones (i.e. temporadas seca y lluviosa), y Kruskal-Wallis al realizar tres o más comparaciones (i.e. años, meses y temporadas por año). De ser necesario, posterior al Kruskal-Wallis, se realizó una prueba *post hoc* de múltiples comparaciones de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni. Los análisis anteriores se realizaron en el programa R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

Como complemento, cada grupo ecológico (i.e. Idiobiontes y Koinobiontes), fue analizado a nivel subfamilias, utilizando estadística descriptiva (i.e. promedio, suma, coeficiente de variación) y pruebas estadísticas de normalidad (i.e. Shapiro-Wilk) y significancia de los datos (i.e. Wilcoxon, Kruskal-Wallis).

Riqueza de Idiobiontes y Koinobiontes de BCI

Se elaboró una matriz con la abundancia de las morfoespecies obtenidas durante cada temporada de muestreo (i.e. seca, lluviosa) en Microsoft Excel®, a partir del cual se elaboraron tablas y gráficas de barras para representar la abundancia y riqueza de Idiobiontes y Koinobiontes durante los años de muestreo. Además, se elaboraron curvas de acumulación de especies por año y temporada climática para cada grupo ecológico (i.e. Idiobiontes, Koinobiontes), con el programa estadístico R 3.4.0 (R Core Team, 2017) y el paquete BiodiversityR (Kindt, 2018).

Estacionalidad de Idiobiontes y Koinobiontes de BCI

Mediante el programa R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017) y el paquete timeSeries (Wuertz, 2017), se realizaron series de tiempo con descomposición aditiva de la abundancia de cada grupo ecológico (i.e. Idiobiontes, Koinobiontes). Se analizó cada uno de los componentes de la serie (i.e. valores observados, tendencia, estacionalidad, residuos por eventos al azar) para establecer los patrones en la fluctuación poblacional anual de Idiobiontes y Koinobiontes; y de

cada una de las subfamilias que los conforman, durante los cuatro años de estudio.

4.4. EFECTO DE FACTORES CLIMÁTICOS EN IDIOBIONTES Y KOINOBIOTES

Se realizó un análisis de ordenación (i.e. Análisis de Correspondencia Canónica -ACC-) para establecer la relación entre la abundancia de subfamilias de Idiobiontes y Koinobiontes de la Isla Barro Colorado, con los factores climáticos y las temporadas (i.e. seca y lluviosa) de cada año (afectadas o no por los fenómenos de El Niño y La Niña). El análisis fue elaborado con el paquete *anacor* (Mauir, 2017) del programa estadístico R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

Adicionalmente, se realizó un análisis de ordenación (i.e. Análisis Dimensional No Métrico -NMDS-) para evaluar el agrupamiento de las temporadas (i.e. seca y lluviosa) por año, de acuerdo con las morfoespecies de Idiobiontes y Koinobiontes de la Isla Barro Colorado. El análisis fue elaborado con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2018) del programa estadístico R versión 3.4.0 (R Core Team, 2017).

5. RESULTADOS

5.1. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO

5.1.1. TEMPERATURA

Las temperaturas registradas para los años de muestreo (i.e. 2014, 2015, 2016 y 2017) oscilaron entre los 24.43°C y 27.27°C con un coeficiente de variación de 2.69%. El año 2015 presentó las temperaturas más cálidas de todos los años estudiados, con 0.37°C más que el promedio registrado para el año 2014, 0.53°C más que 2016 y 0.71°C más que 2017. Las fluctuaciones de temperatura (Figura 2B) presentan una tendencia al incremento a inicios del año 2015 que alcanzó su pico máximo a inicios del 2016; posterior a este periodo la temperatura decreció gradualmente hasta alcanzar los registros más bajos del estudio en el año 2017.

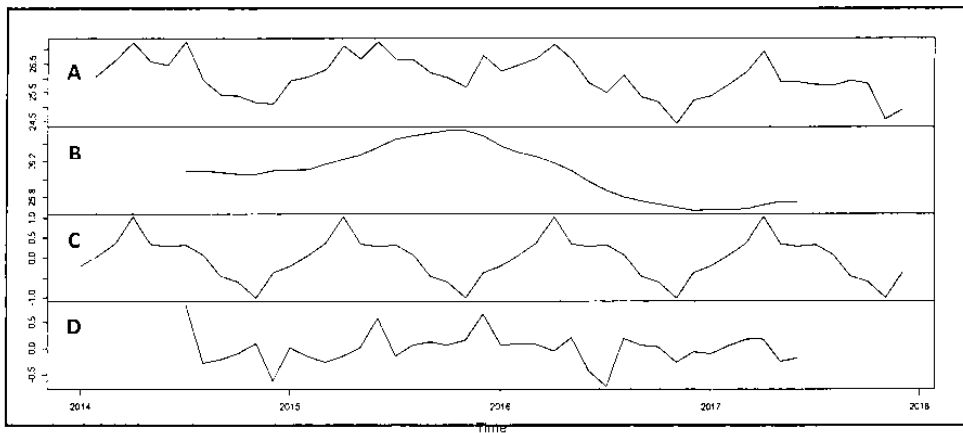


FIGURA 2. Serie de tiempo para la temperatura registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro. (A) Datos observados (B) tendencia (C), estacionalidad (D), al azar.

Al examinar los patrones anuales de temperatura (Figura 2C), se observa un incremento gradual de la temperatura durante los primeros meses del año (i.e. enero, febrero, marzo y abril) y un descenso considerable de la misma, hasta alcanzar los promedios más bajos en los últimos meses. Durante el 2014, las mayores temperaturas fueron registradas en los meses de julio (27.27°C) y abril (27.24°C), mientras que las menores se reportaron en noviembre (25.15°C) y diciembre (25.13°C); para el 2015, las mayores temperaturas fueron registradas en los meses de junio (27.25°C) y abril (27.11°C), contrario a los meses de enero (25.94°C) y noviembre (25.7°C) que registraron los menores promedios; Durante el 2016, las mayores temperaturas fueron registradas en los meses de abril (27.17°C) y marzo (26.71°C), mientras que las menores en enero (25.94°C) y noviembre (25.7°C). Asimismo, el 2017 registro las mayores temperaturas en los meses de abril (26.93°C) y marzo (26.22°C), mientras que las menores en noviembre (24.6°C) y diciembre (24.92°C).

5.1.2. PRECIPITACIÓN

La precipitación promedio reportada para los cuatro años de estudio (i.e. 2014, 2015, 2016 y 2017) fue de 2,200 mm de lluvia, con un coeficiente de variación (c.v.) de 20.11%. Las máximas precipitaciones se alcanzaron en 2016 (2,810 mm) y las mínimas en 2015 (1,758 mm, Figura 3A). Asimismo, se observa que la precipitación registró una fuerte tendencia de aumento a partir del año 2016 (Figura 3B).

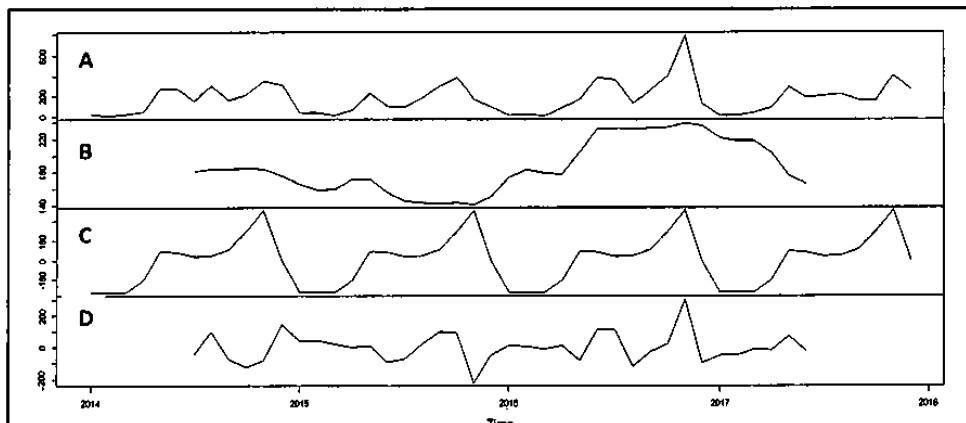


FIGURA 3. Serie de tiempo para la precipitación registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro. (A) Datos observados, (B) tendencia, (C) estacionalidad, (D), al azar.

Al examinar los patrones anuales de precipitación (Figura 3C), se observa una baja precipitación durante los primeros meses del año (i.e. enero, febrero y marzo) y un incremento gradual a partir del mes de abril que alcanzar los máximos registros de lluvia en octubre y noviembre. La mayor precipitación acumulada se registró en noviembre (358 mm) y agosto (308 mm) para 2014, en octubre (390 mm) y septiembre (299 mm) para 2015, en noviembre (798 mm) y octubre (409 mm) para 2016, y en noviembre (409 mm) y agosto (224 mm) para 2017. Por otro lado, la menor precipitación acumulada se registró en febrero (11 mm) y diciembre (18 mm) para 2014, en marzo (17 mm) y mayo (29 mm) para 2015, en marzo (4 mm) y enero (20 mm) para 2016, y en febrero (7 mm) y enero (9 mm) para 2017.

En general, se considera que existen dos temporadas de precipitación en la Isla Barro Colorado (i.e. seca y lluviosa), que pueden variar de 5 a 6 meses cada en distintos años (Windsor, 1990) por lo que, para tener un mejor criterio de clasificación en este trabajo, se obtuvieron los promedios mensuales de precipitación registrados durante 28 años (i.e. 1990-2017) para la Isla Barro Colorado (Figura 4). Como resultado, se estableció que la temporada seca está conformada por los meses de diciembre a mayo, con un promedio menor a 110 mm de lluvia, y la temporada lluviosa, por los meses de junio a noviembre, con un promedio mayor de 200 mm (Figura 4). Esta clasificación fue utilizada de aquí en adelante para los análisis presentados en este trabajo.

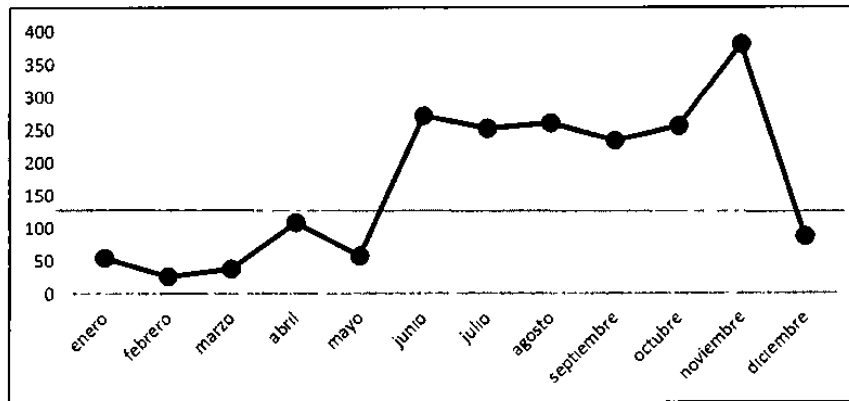


FIGURA 4. Promedios mensuales de precipitación de la Isla Barro Colorado, registrados de 1990 a 2017 por la estación El Claro. Los meses bajo la línea corresponden a la temporada seca, y los meses sobre la línea corresponden a la temporada lluviosa.

5.1.3. HUMEDAD RELATIVA

La humedad relativa promedio reportada para los cuatro años de estudio (i.e. 2014, 2015, 2016 y 2017) fue de 92%, con un coeficiente de variación (c.v.) de 5%. Los valores máximos de humedad relativa se registraron en 2016 (98%), y los valores mínimos en 2015 (82%, Figura 5A). Además, en la serie de tendencia (Figura 5B), se aprecia un descenso de la humedad relativa a inicios del 2015 que se extiende hasta finales de año; donde los porcentajes de humedad se incrementan y alcanzan los porcentajes más altos del todo el estudio.

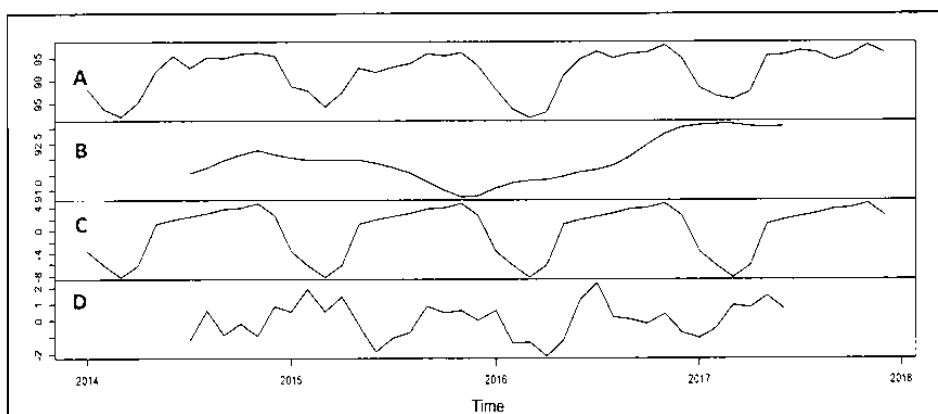


FIGURA 5. Serie de tiempo para la humedad relativa registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 por la estación meteorológica El Claro. (A) Datos observados, (B) tendencia, (C) estacionalidad, (D), al azar.

Al examinar los patrones anuales de humedad relativa (Figura 5C), se observa que presenta un descenso considerable de diciembre a abril, a partir de donde se incrementa y se mantiene constante el resto del año. Al tener en cuenta los años individuales, los mayores porcentajes de humedad relativa se registraron en noviembre (96.25%) y octubre (95.97%) para 2014; en noviembre (96.2%) y septiembre (95.95%) para 2015; en noviembre (98.06%) y julio (96.49%) para 2016; y en noviembre (97.88%) y julio (96.74%) para 2017. Por otro lado, los menores porcentajes de humedad relativa, se registraron en marzo (82.18%) y febrero (83.89%) para 2014; marzo (84.32%) y abril (87.32%) para 2015; marzo (81.84%) y abril (83.08%) para 2016; y marzo (85.92%) y febrero (86.66%) para 2017.

5.2. IDIOBIONTES DE LA ISLA BARRO COLORADO

5.2.1. ABUNDANCIA DE IDIOBIONTES DE BCI

En total, fueron colectados 6,460 individuos Idiobiontes (i.e. Brachycyrtinae, Cryptinae, Ichneumoninae, Labeninae, Pimplinae, Rhyssinae) en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 6). Este grupo presentó un promedio anual de 1,615 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 21%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2015 (n=1,891), seguido por 2014 (n=1,878), 2016 (n=1,500) y 2017 (n=1,191). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Idiobiontes en los cuatro años muestreados ($X^2=30.438$, g.l.=3, $p=1.12 \times 10^{-6}$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Idiobiontes en 2015 es significativamente mayor que en 2014 ($p=0.039$), 2016 ($p=0.005$) y 2017 ($p=5.9 \times 10^{-8}$).

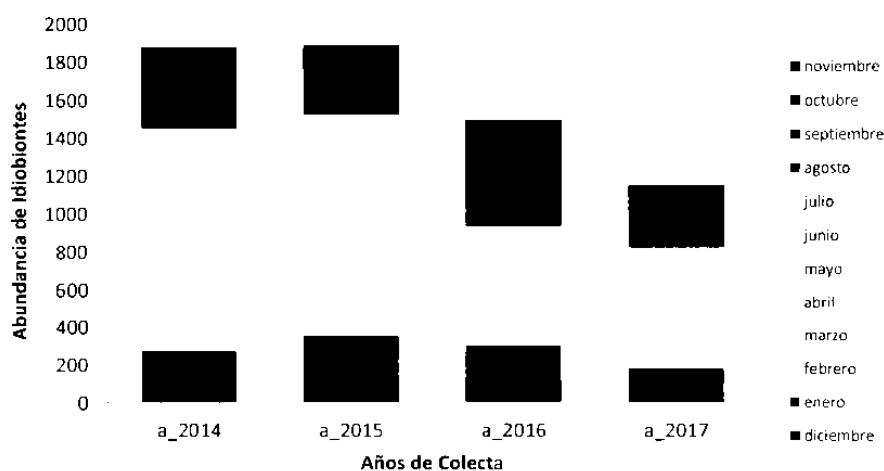


FIGURA 6. Abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Idiobiontes fue abril ($\bar{x}=211$, c.v.=25%), seguido por enero ($\bar{x}=194$, c.v.=9.31%) y marzo ($\bar{x}=191$, c.v.=51%), mientras que los meses menos abundantes fueron septiembre ($\bar{x}=101$, c.v.=19%) y diciembre ($\bar{x}=82$, c.v.=44%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Idiobiontes por mes ($X^2=147.11$, g.l.=11, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis) y, al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 2), se estableció que abril posee una abundancia de Idiobiontes significativamente mayor a todos los meses, con excepción de enero y marzo ($p < 0.05$). Asimismo, se observa que existe diferencia significativa entre la abundancia de Idiobiontes en los meses considerados como temporada seca (i.e. diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo); específicamente, abril tuvo una abundancia de Idiobiontes significativamente mayor a febrero ($p=0.001$), mayo (0.006) y diciembre ($p=2 \times 10^{-4}$). Por otro lado, no existe diferencia significativa en la abundancia de Idiobiontes entre los meses considerados como temporada lluviosa (i.e. junio, julio, agosto, septiembre, octubre, noviembre), con excepción de junio versus noviembre ($p=0.036$). En cuanto a los meses secos versus los meses lluviosos, se estableció que existe una abundancia significativamente mayor de Idiobiontes en abril, y marzo, comparados con todos los meses lluviosos ($p < 0.05$).

CUADRO 2. Comparación de la abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por mes, de 2014 a 2017. Valores de *p* corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	-	0.001	0.001	-	0.001	0.001	0.001	0.004	0.011	0.046	2x10⁻⁵	0.058
FEB	0.001	-	0.001	0.001	0.006	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.026	0.001
MAR	0.001	0.001	-	0.001	0.001	0.003	5x10⁻⁸	4x10⁻⁷	2x10⁻⁶	0.001	3x10⁻⁸	0.001
ABR	0.001	0.001	-	-	0.006	2x10⁻⁶	5x10⁻¹³	1x10⁻¹¹	1x10⁻¹⁰	3x10⁻⁹	3x10⁻¹³	2x10⁻⁶
MAY	0.001	0.006	0.001	0.006	-	0.001	0.009	0.038	0.001	0.001	5x10⁻⁵	0.001
JUN	0.001	0.001	0.003	2x10⁻⁶	0.001	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.036	0.001
JUL	0.001	0.001	5x10⁻⁸	5x10⁻¹³	0.009	0.001	-	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
AGD	0.004	0.001	4x10⁻⁷	1x10⁻¹¹	0.038	0.001	0.001	-	0.001	0.001	0.001	0.001
SEP	0.011	0.001	2x10⁻⁶	1x10⁻¹⁸	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
DCT	0.046	0.001	2x10⁻⁵	3x10⁻⁹	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
NDV	2x10⁻⁵	0.026	3x10⁻⁹	3x10⁻¹³	5x10⁻⁵	0.036	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
DIC	0.001	0.001	0.001	2x10⁻⁶	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	-

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Idiobiontes ($W=396530$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Wilcoxon test) durante la temporada seca ($n=3,913$, 60.57%) que durante la temporada lluviosa ($n=2,547$, 39.43%), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados (Figura 7). Específicamente, existe diferencia significativa entre la temporada seca y lluviosa de los años 2014 ($W=25892$, $p=2.50 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test), 2015 ($W=16108$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Wilcoxon test) y 2017 ($W=22914$, $p=0.0002$, Wilcoxon test).

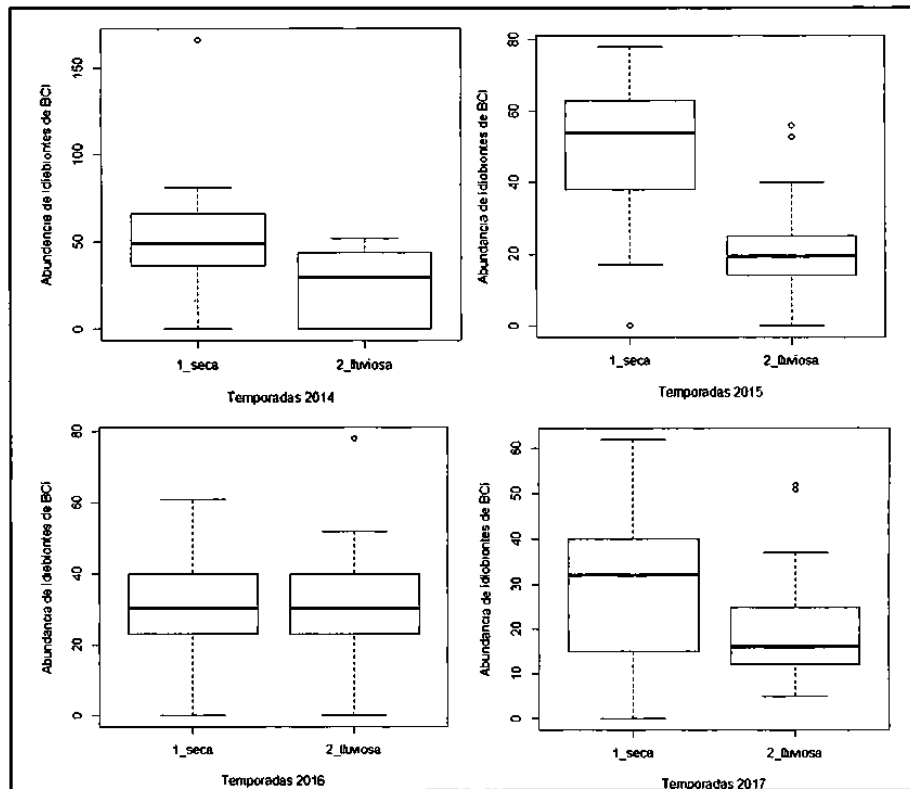


FIGURA 7. Abundancia de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado por temporada, de los años 2014 a 2017. En las gráficas de caja, la línea gruesa representa la mediana, el límite inferior el primer cuartil y el límite superior el tercer cuartil. Los rangos mayor y menor están representados fuera de la caja, como líneas horizontales en la parte superior e inferior, respectivamente. Los valores extremos están representados con un círculo.

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Idiobiontes se observó en temporada seca 2015 (n=1,322), seguida por la temporada seca 2014 (n=1,178), la temporada seca 2016 (n=736) y la temporada seca 2017 (n=677). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2= 63$, g.l=3, $p= 1.28 \times 10^{-13}$, Kruskal-Wallis) Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que las temporadas secas de 2015 y 2014 son significativamente más abundantes que las temporadas secas 2016 ($p=7.9 \times 10^{-11}$; $p=0.004$) y 2017 ($p=2 \times 10^{-11}$, $p=0.001$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Idiobiontes se estableció en la temporada lluviosa 2016 (n=764), seguida por la temporada lluviosa 2014 (n=700), la temporada lluviosa 2015 (n=569) y la temporada lluviosa 2017 (n=514). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2= 14.24$, g.l=3, $p=0.003$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Idiobiontes es significativamente mayor en la temporada lluviosa 2016, comparada con la de 2015 ($p=0.011$), y la de 2017 ($p=0.002$).

5.2.2. RIQUEZA DE IDIOBIONTES DE BCI

Se colectaron 48 morfoespecies (msp) de Idiobiontes, durante los 4 años de muestreo, representando el 50% de la riqueza total de la familia Ichneumonidae en Isla Barro Colorado. El año 2014, mostró la mayor riqueza de morfoespecies de Idiobiontes (42 msp), seguido por el año 2015 (41 msp), el año 2017 (38 msp) y el año 2016 (37 msp) (Figura 8A). En general, se reporta una mayor riqueza de Idiobiontes durante la temporada seca (40 msp), comparado con la temporada lluviosa (35 msp) (Figura 8B), con excepción de 2016, año en el que se registraron cuatro morfoespecies más en la temporada lluviosa (34 msp).

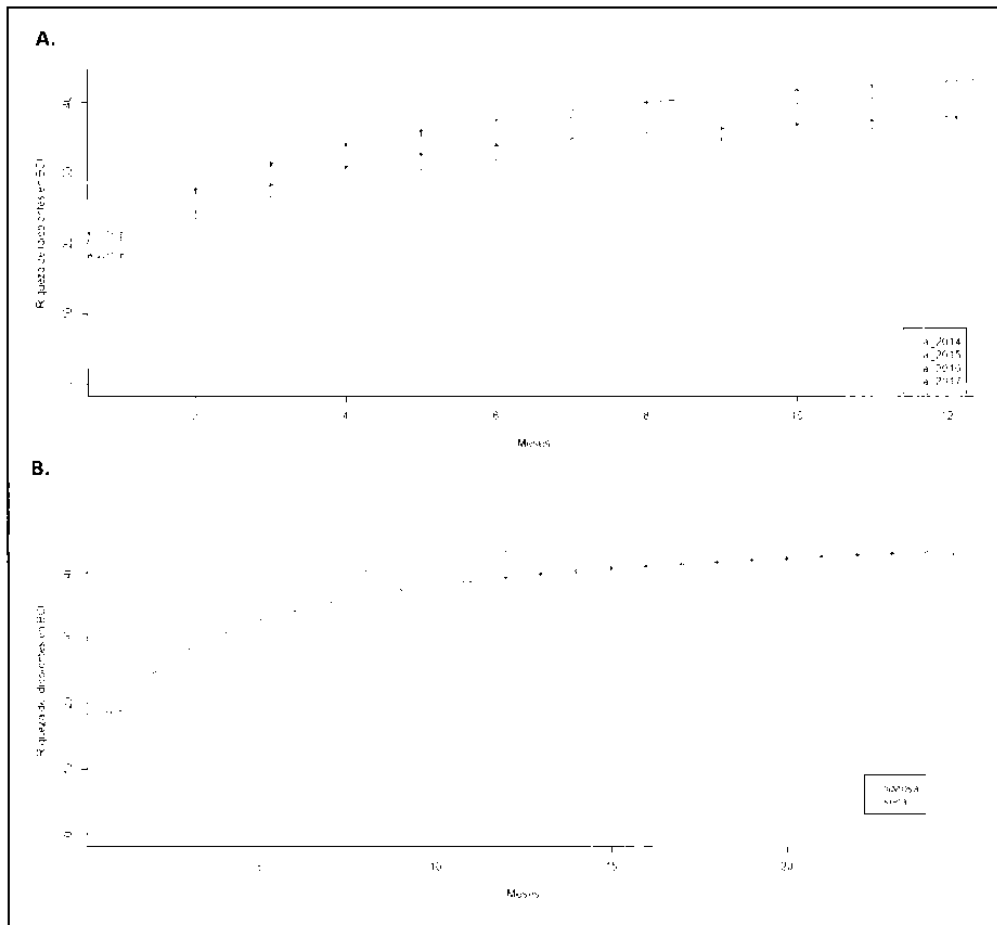


FIGURA 8. Curvas de acumulación de especies de Idiobiontes de la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017. **(A)** Especies por año, 2014 en rojo, 2015 en verde, 2016 en celeste y 2017 en morado. **(B)**. Especies por temporada, seca en celeste y lluviosa en rojo.

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Idiobiontes se estableció en 2014 (40 msp), seguido por 2015 (37 msp), 2017 (34 msp) y 2016 (30 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas la mayor riqueza de Idiobiontes se estableció en 2014 (35 msp), seguida 2015 (35 msp), 2016 (33 msp) y 2017 (31 msp).

5.2.3. ESTACIONALIDAD DE IDIOBIONTES DE BCI

En general, el grupo tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con el pico más alto en abril, y una disminución en la abundancia a partir de agosto (Figura 9B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó una tendencia al declive en el grupo a partir de 2015, alcanzando el punto más bajo a inicios de 2016 (Figura 9C).

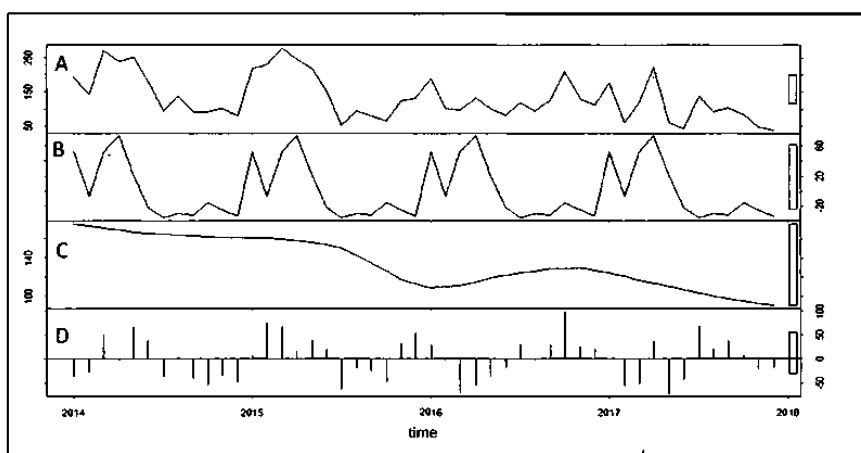


FIGURA 9. Serie de tiempo para la abundancia de Idiobiontes registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017 (A) Datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

5.2.4. RESULTADOS POR SUBFAMILIA DE IDIOBIONTES

A continuación se presentan los resultados de las subfamilias de Idiobiontes más abundantes de Isla Barro Colorado (i.e. Cryptinae, Ichneumoninae y Pimplinae), las cuales incluyen el 96% de los individuos y el 71% de las morfoespecies de este grupo, obtenidos durante los muestreos de 2014 a 2017.

5.2.4.1. Cryptinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Cryptinae

En total, fueron colectados 3,299 individuos de Cryptinae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 10), representando la subfamilia más abundante de Idiobiontes (51%). Este grupo presentó un promedio anual de 828 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 31%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2015 (n=1,117), seguido por 2014 (n=830), 2016 (n=718) y 2017 (n=580). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Cryptinae en los cuatro años muestreados ($X^2=24.709$, g.l.=3, $p=1.776 \times 10^{-5}$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que el año 2015 tuvo una abundancia de Cryptinae significativamente mayor a la de 2014 ($p=0.0002$). Asimismo, 2014 tuvo una abundancia significativamente mayor a 2016 ($p=6.7 \times 10^{-5}$) y 2017 ($p=0.0042$).



FIGURA 10. Abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Cryptinae fue marzo ($\bar{x}=114$, c.v.=66%), seguido por enero ($\bar{x}=111$, c.v.=17%), mientras que los meses menos abundantes fueron julio ($\bar{x}=40$, c.v.=51%) y septiembre ($\bar{x}=42$, c.v.=47%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Cryptinae por mes ($X^2=159.76$, g.l.=11, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis) y, al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 3), se estableció que marzo posee una abundancia de Cryptinae significativamente mayor a todos los meses, con excepción de enero, febrero y abril. Asimismo, se observa que existe diferencia significativa entre la abundancia de Cryptinae en los meses considerados como temporada seca (i.e. diciembre, enero, febrero, marzo, abril, mayo); específicamente, mayo tuvo una abundancia de Cryptinae significativamente menor a marzo ($p=0.004$) y abril (0.004), además, diciembre fue significativamente menos abundante que todos los otros meses considerados como temporada seca ($p<0.05$), no así con los meses considerados como temporada lluviosa ($p>0.05$). Por otro lado, no existe diferencia significativa en la

Cuadro 3. Comparación de la abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	-	-	-	-	-	0.003	9x¹⁰⁻⁸	1x¹⁸⁻⁵	4x¹⁸⁻⁵	0.012	2x¹⁰⁻⁴	4x¹⁹⁻⁶
FEB	-	-	-	-	-	-	8x¹⁹⁻⁵	0.005	0.011	-	0.015	8.881
MAR	-	-	-	-	0.043	8x¹⁰⁻⁶	6x¹⁹⁻¹¹	2x¹⁹⁻⁸	6x¹⁹⁻⁸	4x¹⁸⁻⁵	6x¹⁸⁻⁷	1x¹⁰⁻⁸
ABR	-	-	-	-	0.035	3x¹⁰⁻⁶	8x¹⁸⁻¹²	4x¹⁸⁻⁹	1x¹⁸⁻⁹	2x¹⁸⁻⁵	3x¹⁸⁻⁷	6x¹⁸⁻⁹
MAY	-	-	0.043	8.835	-	-	0.083	-	-	-	-	0.008
JUN	0.883	-	8x¹⁰⁻⁶	3x¹⁹⁻⁶	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	9x¹⁹⁻⁸	8x¹⁰⁻⁵	6x¹⁸⁻¹¹	8x¹⁹⁻¹²	0.003	-	-	-	-	-	-	-
AGO	1x¹⁹⁻⁵	0.005	2x¹⁰⁻⁸	4x¹⁸⁻⁹	-	-	-	-	-	-	-	-
SEP	4x¹⁰⁻⁵	0.011	6x¹⁰⁻⁸	1x¹⁹⁻⁹	-	-	-	-	-	-	-	-
OCT	0.012	-	4x¹⁰⁻⁵	2x¹⁸⁻⁵	-	-	-	-	-	-	-	-
NOV	2x¹⁹⁻⁴	0.015	6x¹⁰⁻⁷	3x¹⁰⁻⁷	-	-	-	-	-	-	-	-
DIC	4x¹⁹⁻⁶	8.801	1x¹⁰⁻⁸	5x¹⁹⁻⁹	0.008	-	-	-	-	-	-	-

abundancia de Cryptinae entre los meses considerados como temporada lluviosa. En cuanto a los meses secos versus los meses lluviosos, se estableció que existe una abundancia significativamente mayor de Cryptinae en enero, febrero, marzo y abril, y marzo, comparados con todos los meses lluviosos ($p < 0.05$), con excepción de febrero comparado con junio y octubre.

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Cryptinae durante la temporada seca ($n=2,160$, 66%) comparada con la temporada lluviosa ($n=1,139$, 34%) ($W=420410$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Wilcoxon test), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados; específicamente, existe diferencia significativa entre la temporada seca y lluviosa de los años 2014 ($W=21910$, $p=9.88 \times 10^{-14}$, Wilcoxon test), 2015 ($W=17314$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Wilcoxon test) y 2017 ($W=25553$, $p=0.041$, Wilcoxon test)

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Cryptinae se observó en la temporada seca 2015 ($n=775$), seguida por la temporada seca 2014 ($n=610$), la temporada seca 2016 ($n=400$) y la temporada seca 2017 ($n=362$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=74.515$, $g.l=3$, $p=4.602 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que 2015 y 2014 poseen una abundancia significativamente mayor que 2016 ($p=3.8 \times 10^{-11}$, $p=0.001$) y a 2017 ($p=9.22 \times 10^{-14}$, $p=5 \times 10^{-5}$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Cryptinae se estableció en la temporada lluviosa 2016 ($n=343$), seguida por la temporada lluviosa 2014 ($n=190$), la temporada lluviosa 2015 ($n=333$) y la temporada lluviosa 2017 ($n=273$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=24.709$, $g.l=3$, $p=1.7 \times 10^{-5}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Cryptinae es significativamente mayor en la temporada lluviosa 2016 que en la de 2014 ($p=6.7 \times 10^{-5}$). Asimismo, la abundancia de Cryptinae es significativamente mayor en la temporada lluviosa 2014 que en la de 2015 ($p=0.0002$) y que en la de 2017 ($p=0.0042$)

Riqueza de Cryptinae

Se colectaron 15 morfoespecies de Cryptinae (Figura 11), durante los cuatro años de muestreo, con lo cual constituye la subfamilia de Idiobiontes con mayor riqueza (31% msp) de la Isla Barro Colorado. El año 2014, mostró la mayor riqueza de Cryptinae (14 msp), seguido por años 2015, 2016 y 2017, que presentaron 13 morfoespecies de Cryptinae cada uno. En general, se reporta una mayor riqueza de Cryptinae durante la temporada seca (14 msp), comparada con temporada lluviosa (13 msp), sin embargo, esto se observa únicamente en el año 2014, con 4 especies más en la temporada seca (14 msp) (Cuadro 4).

CUADRO 4. Riqueza y abundancia de Cryptinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca, LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	
Cryptinae sp.1	7	3	3	3		8		1	25
Cryptinae sp.2	14	13	25	18	14	11	12	6	113
Cryptinae sp.3	2			3			1		6
Cryptinae sp.4	9	4	11	10	5	5	2	3	49
Cryptinae sp.5	113	58	148	89	46	79	43	32	608
Cryptinae sp.6	20	11	6	1	4	1	3	7	53
Cryptinae sp.7	264	30	392	84	166	95	111	122	1264
Cryptinae sp.8	85	35	112	68	62	51	72	42	527
Cryptinae sp.9	79	30	96	37	54	48	50	34	428
Cryptinae sp.10	26	3	33	15	14	17	9	6	133
Cryptinae sp.11	1		4	4	3	9	2	8	41
Cryptinae sp.12	16	2	4	1	7	6	2	1	39
Cryptinae sp.13	1	1				1			3
Cryptinae sp.14	3					2		1	6
Cryptinae sp.15			4						4
TOTAL	14	11	12	12	10	13	11	12	
	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Cryptinae se estableció en 2014 (14 msp), seguido por 2015 (12 msp), 2017 (11 msp) y 2016 (10 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas la mayor riqueza de Cryptinae se estableció en 2016 (13 msp), seguida 2015 (12 msp), 2017 (12 msp) y 2014 (11 msp).

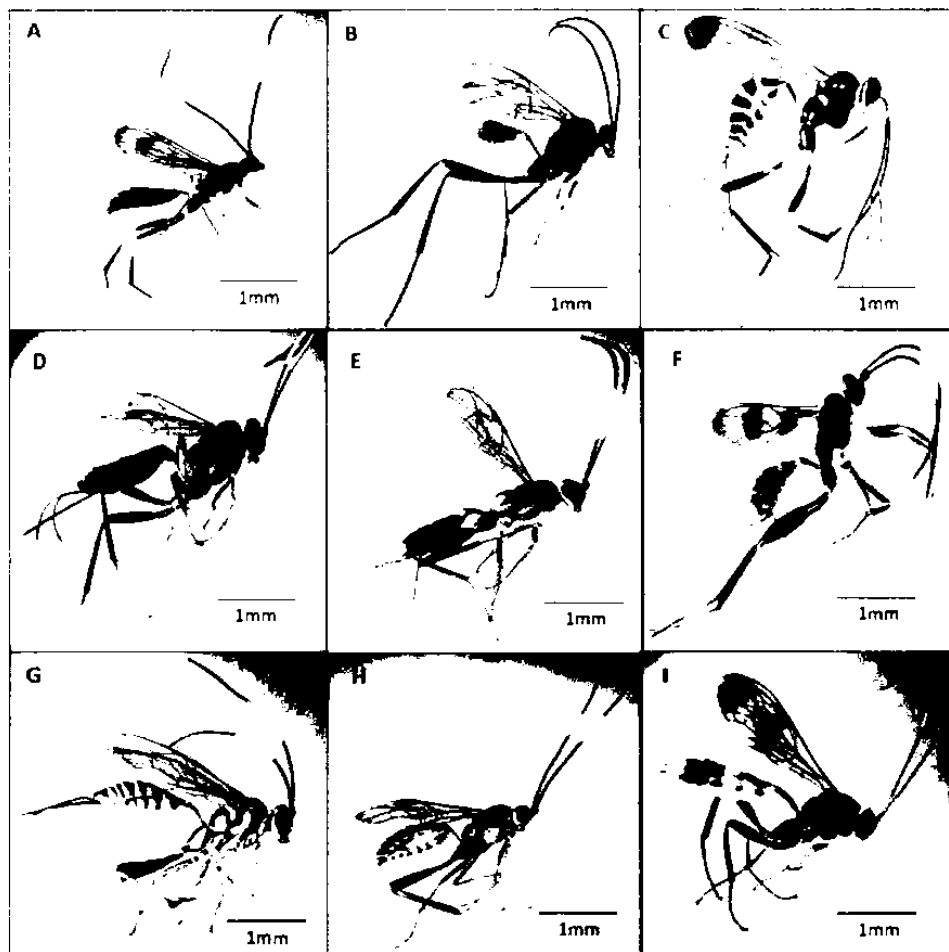
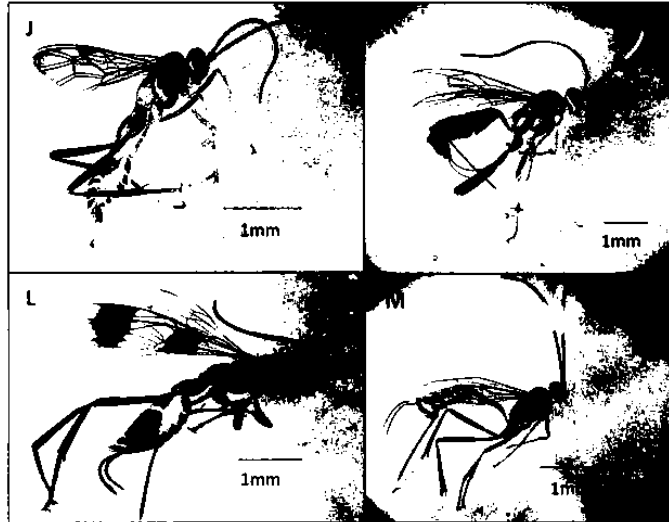


FIGURA 11. Morfoespecies de Cryptinae de la Isla Barro Colorado. (A) Cryptinae sp.1, (B) Cryptinae sp.2, (C) Cryptinae sp.3, (D) Cryptinae sp.4, (E) Cryptinae sp.5, (F) Cryptinae sp.6, (G) Cryptinae sp.7, (H) Cryptinae sp.8, (I) Cryptinae sp.9



continuación FIGURA 11. Morfoespecies de Cryptinae de la Isla Barro Colorado, Panamá (J) Cryptinae sp.10. (K) Cryptinae sp.11. (M) Cryptinae sp.12. (l) Cryptinae sp.13.

Estacionalidad de Cryptinae

En general, Cryptinae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con el pico más alto en marzo, y una disminución en la abundancia a partir de agosto (Figura 12B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó una tendencia al declive en la abundancia del grupo a partir de finales de 2015 (Figura 12C).

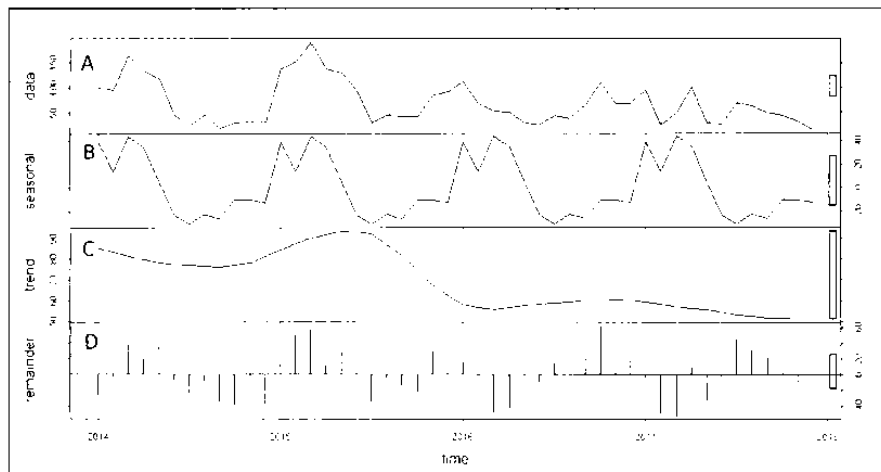


FIGURA 12. Serie de tiempo para la abundancia de Cryptinae registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017. (A) Datos observados; (B) patrón estacional; (C) tendencia; (D) residuos. eventos al azar.

5.2.4.2. Ichneumoninae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Ichneumoninae

En total, fueron colectados 2,011 individuos de Ichneumoninae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 13), representando la segunda familia más abundante de Idiobiontes (31%). Este grupo presentó un promedio anual de 503 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 35%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2014 (n=722), seguido por 2016 (n=551), 2015 (n=471) y 2017 (n=305). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Ichneumoninae en los cuatro años muestreados ($X^2=45.16$, g.l.=3, $p=8.54 \times 10^{-10}$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que el año 2014 tuvo una abundancia de Ichneumoninae significativamente mayor a la de 2015 ($p=0.033$) y a la de 2017 ($p=3.3 \times 10^{-8}$). Asimismo, 2017 tuvo una abundancia significativamente menor a 2016 ($p=0.003$) y 2015 ($p=8.3 \times 10^{-8}$).

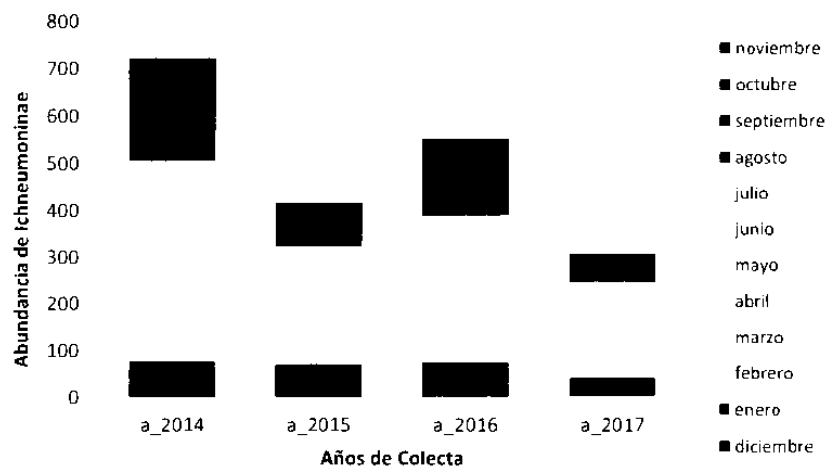


FIGURA 13. Abundancia de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Ichneumoninae fue abril ($\bar{x}=70$, c.v.=11%), seguido por mayo ($\bar{x}=66$, c.v.=55%), mientras que los meses menos abundantes fueron diciembre ($\bar{x}=24$, c.v.=29%) y febrero ($\bar{x}=27$, c.v.=17%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Ichneumoninae por mes ($X^2=107.3$, g.l.=11, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis) y, al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 5), se estableció que abril posee una abundancia de Ichneumoninae significativamente mayor a los meses de julio a febrero ($p<0.05$), mientras que mayo fue significativamente más abundante que febrero, septiembre, octubre, noviembre y diciembre ($p<0.05$). Asimismo, se observa que existe diferencia significativa entre la abundancia de Ichneumoninae entre diciembre y el resto de meses considerados como temporada seca ($p<0.05$), con excepción de febrero ($p=1.000$). Por otro lado, no existe diferencia significativa en la abundancia de Ichneumoninae entre los meses considerados como temporada lluviosa, con excepción de junio, que es significativamente más abundante en Ichneumoninae que noviembre ($p=0.025$).

CUADRO 5. Comparación de la abundancia de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	DCT	NDV	DIC
ENE	-	-	-	0.006	-	-	-	-	-	-	-	0.022
FEB	-	-	-	2x¹⁰⁻⁶	0.005	-	-	-	-	-	-	-
MAR	-	-	-	-	-	-	-	-	0.045	0.049	0.001	0.000
ABR	0.006	2x¹⁰⁻⁶	0.057	-	-	-	0.003	0.001	0.045	2x¹⁰⁻⁷	3x¹⁰⁻⁹	5x¹⁰⁻¹¹
MAY	0.060	0.005	-	-	-	-	-	0.007	0.001	0.001	5x¹⁰⁻⁵	1x¹⁰⁻⁶
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.025	0.003
JUL	-	-	-	0.003	-	-	-	-	-	-	-	0.023
AGO	-	-	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-
SEP	-	-	0.045	2x¹⁰⁻⁷	0.001	-	-	-	-	-	-	-
OCT	-	-	0.049	2x¹⁰⁻⁷	0.001	-	-	-	-	-	-	-
NDV	-	-	0.001	3x¹⁰⁻⁹	5x¹⁰⁻⁵	0.025	-	-	-	-	-	-
DIC	0.022	-	0.000	5x¹⁰⁻¹¹	1x¹⁰⁻⁶	0.003	0.023	-	-	-	-	-

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Ichneumoninae durante la temporada seca ($n=1,102$, 55%) comparada con la

temporada lluviosa (n=909, 45%) ($W=460890$, $p=1.39 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados; específicamente, existe diferencia significativa entre la temporada seca y lluviosa de los años 2015 ($W=26295$, $p=1.48 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test) y 2017 ($W=22860$, $p=2.2 \times 10^{-5}$, Wilcoxon test).

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Ichneumoninae se observó en la temporada seca 2014 (n=342), seguida por la temporada seca 2016 (n=281), la temporada seca 2015 (n=272) y la temporada seca 2017 (n=192). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=8.773$, g.l=3, $p=0.032$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que 2014 poseen una abundancia significativamente mayor a 2016 ($p=0.001$) y a 2017 ($p=5 \times 10^{-5}$). Asimismo, se determinó que 2016 posee una abundancia significativamente mayor de que 2015 ($p=3.8 \times 10^{-11}$), y que 2015 posee una abundancia significativamente mayor que 2017 ($p=9.2 \times 10^{-14}$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Ichneumoninae se estableció en la temporada lluviosa 2014 (n=380), seguida por la temporada lluviosa 2016 (n=270), la temporada lluviosa 2015 (n=145) y la temporada lluviosa 2017 (n=113). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=40.38$, g.l=3, $p=8.8 \times 10^{-9}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Ichneumoninae en la temporada lluviosa 2014 es significativamente mayor que en la temporada lluviosa 2015 ($p=0.002$) y la temporada 2017 ($p=4.6 \times 10^{-6}$). Asimismo, la abundancia de Ichneumoninae en la temporada lluviosa 2016 es significativamente mayor que en la temporada lluviosa 2015 ($p=0.001$) y que en la temporada lluviosa 2017 ($p=1.3 \times 10^{-6}$).

Riqueza de Ichneumoninae

Se colectaron 8 morfoespecies de Ichneumoninae (Figura 14), durante los cuatro años de muestreo, representando la tercera subfamilia de Idiobiontes con mayor riqueza de morfoespecies (17%) de la Isla Barro Colorado. El año 2015, mostró la mayor riqueza de especies de Ichneumoninae (8 msp), seguido por el año 2017 (7 msp). Mientras que los años 2014 (6 msp) y 2016 (6 msp) presentaron la menor riqueza de Ichneumoninae. En general, se reporta una mayor riqueza de Ichneumoninae durante la temporada seca (8 msp), comparada con temporada lluviosa con 7 morfoespecies (Cuadro 6).

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Ichneumoninae se estableció en la temporada seca 2015 (8 msp), seguida por 2014, 2016 y 2017, con igual número de especies (6 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas; la mayor riqueza de Ichneumoninae se estableció en 2017 (7 msp), seguida 2014 y 2016, con igual número de especies (6 msp) y por último la temporada lluviosa 2014 con 5 morfoespecies.

CUADRO 6. Riqueza y abundancia de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca; LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	
Ichneumoninae sp.1	61	50	21	13	6		29	14	194
Ichneumoninae sp.2	3	19	5	6	5	15	7	3	63
Ichneumoninae sp.3	258	299	209	116	219	182	161	75	1519
Ichneumoninae sp.4	11	10	14	3	1	3	4	9	55
Ichneumoninae sp.5	6	1	9		45	57	2	1	121
Ichneumoninae sp.6	3	1	2						6
Ichneumoninae sp.7			8	6	5	13	5	8	45
Ichneumoninae sp.8			4	1				3	8
TDTAL	6	6	8	6	6	5	6	7	
	msp	sp	Msp	msp	Msp	msp	msp	msp	



FIGURA 14. Morfoespecies de Ichneumoninae de la Isla Barro Colorado. (A) Ichneumoninae sp.1. (B) Ichneumoninae sp.2. (C) Ichneumoninae sp.3 (D) Ichneumoninae sp.4. (E) Ichneumoninae sp.5. (F) Ichneumoninae sp.6. (G) Ichneumoninae sp.7 (H) Ichneumoninae sp.8

Estacionalidad de Ichneumoninae

En general, Ichneumoninae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con el pico más alto en abril y mayo, y una disminución en la

abundancia a partir de julio (Figura 15B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó una tendencia al declive en la abundancia del grupo a partir de finales de 2014 (Figura 15C).

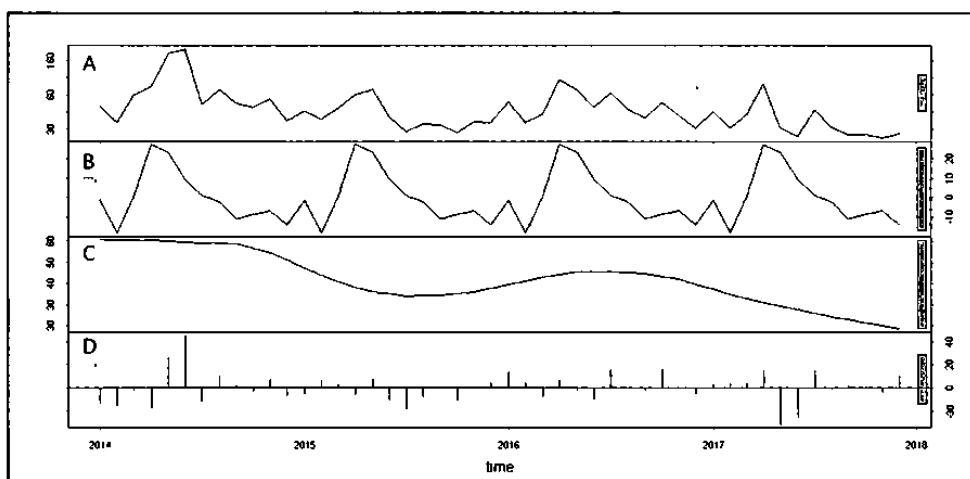


FIGURA 15. Serie de tiempo para la abundancia de Ichneumoninae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014-2017 (A) Datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

5.2.4.3. Pimplinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Pimplinae

En total, fueron colectados 891 individuos de Pimplinae en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017 (Figura 16), representando la tercera familia más abundante de Idiobiontes (14%) Este grupo presentó un promedio anual de 223 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 12%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2017 (n=254), seguido por 2014 (n=229), 2015 (n=216) y 2016 (n=192); sin embargo no existe diferencia significativa entre la abundancia de Pimplinae en los cuatro años muestreados ($X^2=45.164$, g.l.=3, $p=8.54 \times 10^{-10}$, Kruskal-Wallis).

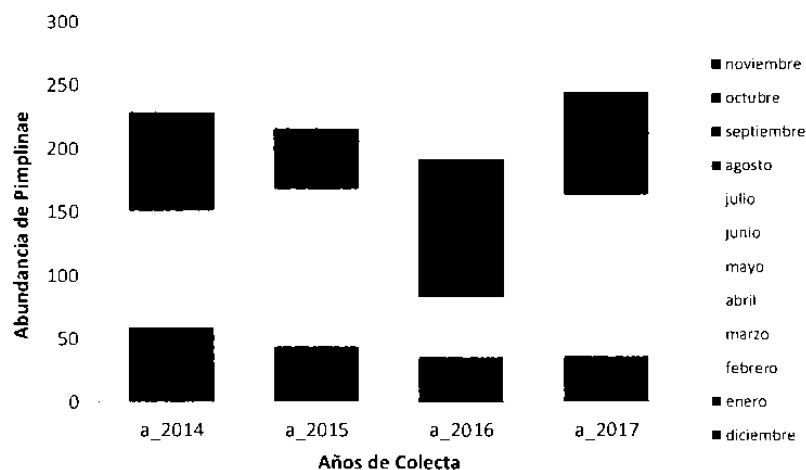


FIGURA 16. Abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Pimplinae fue enero ($\bar{x}=30$, c.v.=31%), seguido por septiembre ($\bar{x}=27$, c.v.=45%), mientras que los meses menos abundantes fueron mayo ($\bar{x}=13$, c.v.=33%) y noviembre ($\bar{x}=12$, c.v.=45%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Pimplinae por mes ($X^2=41.155$, g.l.=11, $p=2.3 \times 10^{-5}$, Kruskal-Wallis) y, al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 7), se estableció que enero y septiembre poseen una abundancia de Pimplinae significativamente mayor a los meses de noviembre ($p=0.031$, $p=0.006$) y diciembre ($p=0.008$, $p=0.015$).

En general, se reporta una mayor abundancia de Pimplinae durante la temporada seca ($n=452$, 51%) comparada con la temporada lluviosa ($n=439$, 49%). Sin embargo, no existió diferencia significativa entre las dos temporadas climáticas ($W= 514160$, $p=0.614$, Wilcoxon test).

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Pimplinae se observó en la temporada seca 2015 ($n=139$),

CUADRO 7. Comparación de la abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.031	0.008
FEB	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAR	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ABR	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAY	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JUN	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JUL	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AGO	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000
SEP	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.006	0.015
OCT	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000
NOV	0.031	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006	0.000	-	0.000
DIC	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	-

seguida por la temporada seca 2017 (n=131), la temporada seca 2014 (n=111) y la temporada seca 2016 (n=62). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=44.991$, g.l=3, $p=9.29 \times 10^{-10}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que 2015 posee una abundancia significativamente mayor que 2014 ($p=0.001$) y que 2016 ($p=8.4 \times 10^{-9}$). Asimismo, 2017 es significativamente más abundante que 2016 ($p=2.7 \times 10^{-6}$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Pimplinae se estableció en la temporada lluviosa 2016 (n=130), seguida por la temporada lluviosa 2014 (n=118), la temporada lluviosa 2017 (n=114) y la temporada lluviosa 2015 (n=77). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=10.759$, g.l=3, $p=0.013$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Pimplinae es significativamente mayor en la temporada lluviosa 2016 que en la de 2015 ($p=0.032$).

Riqueza de Pimplinae

Se colectaron 11 morfoespecies de Pimplinae (Figura 17), durante los cuatro años de muestreo, representando la segunda subfamilia de Idiobiontes con mayor riqueza de morfoespecies (23%) de la Isla Barro Colorado. El año 2014, mostró la mayor riqueza de Pimplinae (10 msp), seguido por 2015 y 2017 (8 msp en cada año), y el año 2016 (6 msp). En general, se reporta una mayor riqueza de Pimplinae durante la temporada lluviosa (9 msp), comparada con época seca (8 msp, Cuadro 8).

CUADRO 8. Riqueza y abundancia de Pimplinae de la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca; LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	
Pimplinae sp.1		1	7	4	2	1	3	3	21
Pimplinae sp.2	5	9	5	5	4	3	2		33
Pimplinae sp.3	15	8	20	17	8	10	27	17	122
Pimplinae sp.4		1							1
Pimplinae sp.5	31	30	31	18	7	42	31	27	217
Pimplinae sp.6	4	1	2						7
Pimplinae sp.7	25	42	28	19	9	34	20	29	206
Pimplinae sp.8	25	21	39	12	26	35	45	22	225
Pimplinae sp.9	5	3	7	1	6	5	9	6	42
Pimplinae sp.10	1								1
Pimplinae sp.11				1			3	10	14
TOTAL	8	9	8	8	7	7	8	7	
	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Pimplinae se estableció en las temporadas 2014, 2015 y 2017 (8 msp cada una), seguido por la temporada seca 2016 (7 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas, la mayor riqueza de Pimplinae se estableció en temporada lluviosa 2014 (9 msp), seguida la temporada 2015 (8 msp), y las temporadas de lluvia 2016 y 2017, con igual número de morfoespecies (7 msp, Cuadro 8).

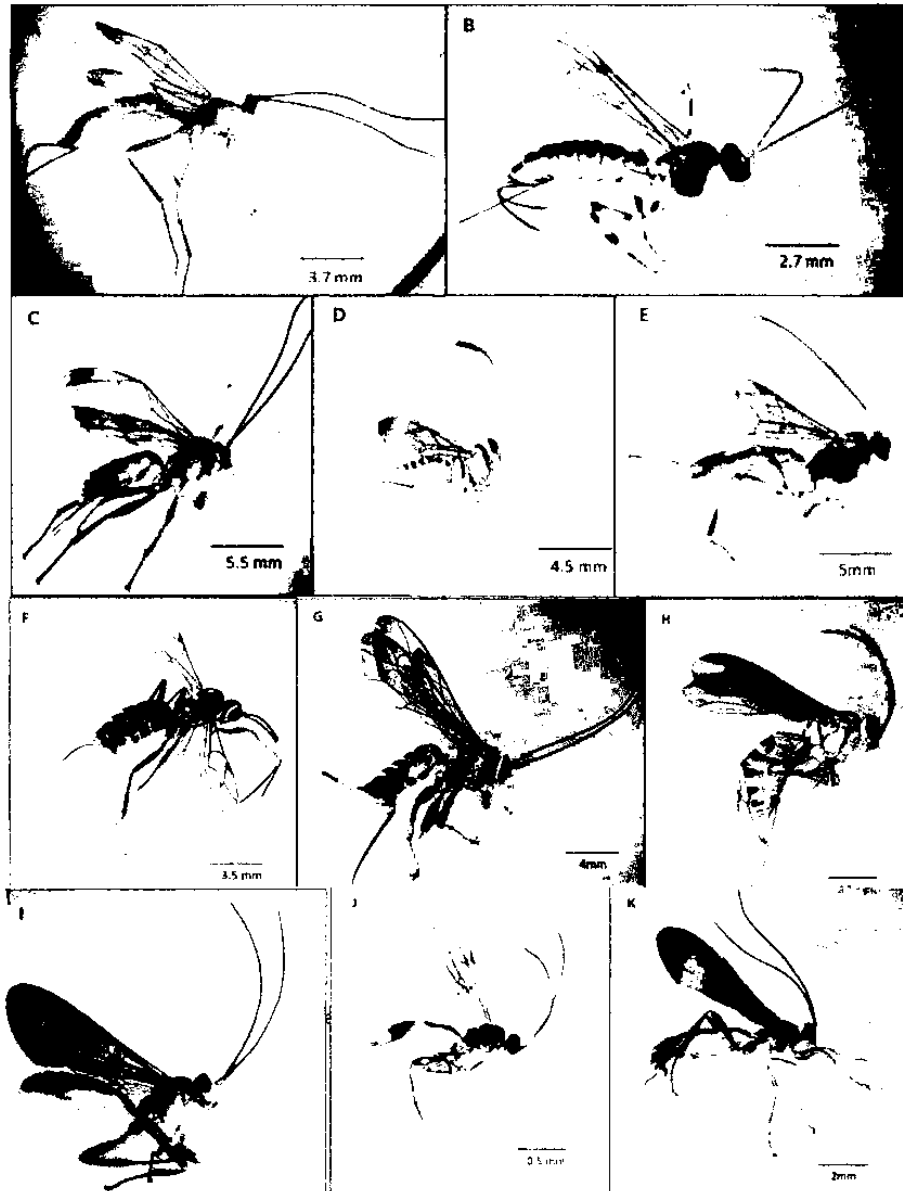


FIGURA 17. Morfoespecies de Pimplinae de la Isla Barro Colorado. (A) Pimplinae sp 1. (B) Pimplinae sp 2. (C) Pimplinae sp 3. (D) Pimplinae sp 4. (E) Pimplinae sp. 5. (F) Pimplinae sp 6. (G) Pimplinae sp 7 (H) Pimplinae sp 8. (I) Pimplinae sp 9. (J) Pimplinae sp 10. (K) Pimplinae sp 11

Estacionalidad de Pimplinae

En general, Pimplinae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con los picos más altos en enero y septiembre (Figura 18B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó una tendencia al incremento de la población desde mediados de 2014 hasta inicios de 2015, y luego una disminución drástica a mediados de 2016, para aumentar nuevamente en 2017 (Figura 18C).

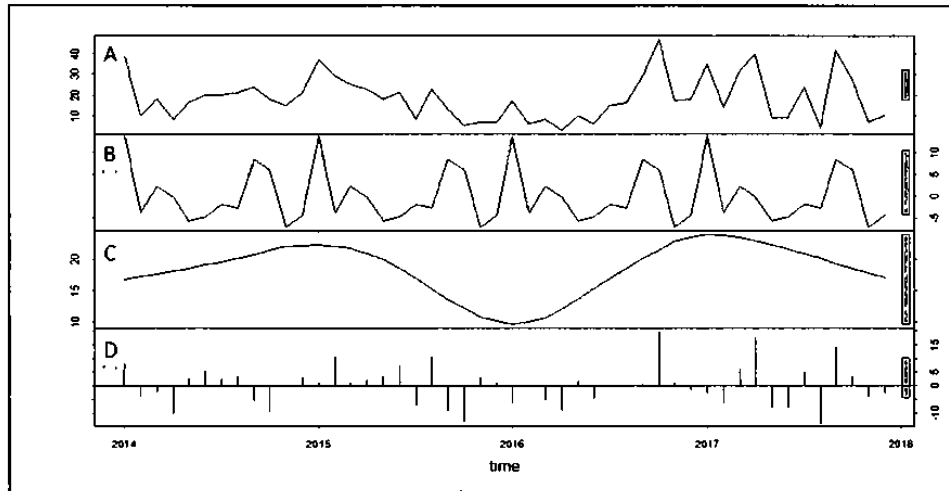


FIGURA 18. Serie de tiempo para la abundancia de Pimplinae registrada en la IslaBarro Colorado, de 2014-2017 (A) Datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

5.3. KOINOBIOTES DE LA ISLA BARRO COLORADO

5.3.1. ABUNDANCIA DE KOINOBIOTES DE BCI

En total, fueron colectados 4,120 individuos Koinobiontes (i.e. Anomalinae, Banchinae, Campopleginae, Cremastinae, Metopiinae, Mesochorinae, Ophioninae, Orthocentrinae, Oxythorinae, Tersilochinae, Thyphoninae) en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 19). Este grupo presentó un promedio anual de 1,030 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 56.85%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2014 (n=1,737), seguido por 2015 (n=1,276), 2017 (n=638) y 2016 (n=469). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Koinobiontes en los cuatro años muestreados ($X^2=45.273$, g.l= 3, $p=2.2 \times 10^{-6}$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que existe una abundancia significativamente mayor de Koinobiontes en 2014 y 2015, comparados con 2016 ($p=7.2 \times 10^{-6}$, $p=2.8 \times 10^{-16}$) y 2017 ($p=1.2 \times 10^{-11}$, $p=3.6 \times 10^{-10}$). Asimismo, existe una abundancia significativamente mayor en 2017 que en 2016 ($p=0.005$).

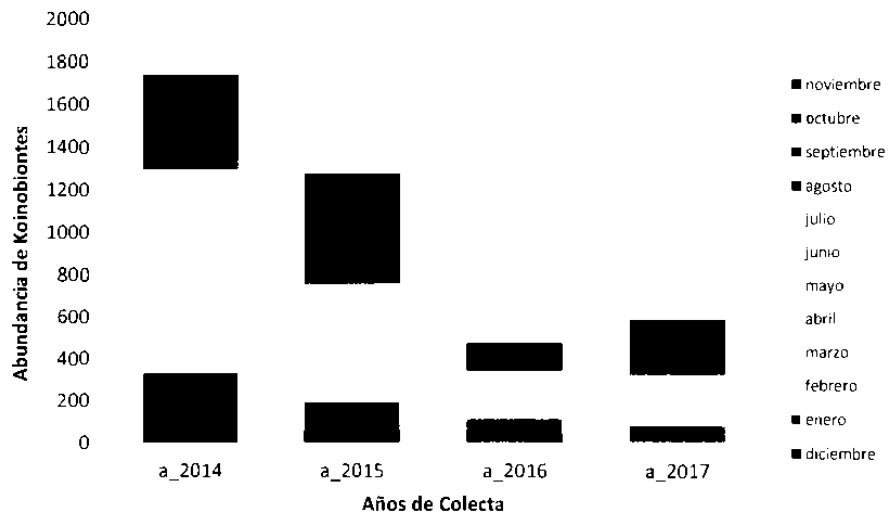


FIGURA 19. Abundancia de Koinobiontes por mes en la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Koinobiontes fue mayo ($\bar{x}=125$, c.v.=92.30%), seguido por enero ($\bar{x}=194$, c.v.=9.31%) y octubre ($\bar{x}=105$, c.v.=32.01%). Mientras que los meses menos abundantes fueron diciembre ($\bar{x}=70$, c.v.=87%), julio ($\bar{x}=60$, c.v.=33%) y febrero ($\bar{x}=53$, c.v.=47%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Koinobiontes por mes ($X^2=147.11$, g.l.=11, $p=0.0002$, Kruskal-Wallis) y, al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 9), se estableció que la abundancia de Koinobiontes es significativamente mayor en mayo que en febrero ($p=0.007$), julio ($p=0.005$) y noviembre (0.011).

CUADRO 9. Comparación de la abundancia de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
FEB	1.000	-	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAR	1.000	0.000	-	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ABR	1.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAY	1.000	0.007	0.000	-	-	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000
JUN	1.000	0.000	0.000	0.000	-	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JUL	1.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AGO	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000	0.000
SEP	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000	0.000
OCT	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000	0.000
NOV	1.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-	0.000
DIC	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	-

En conjunto, se reporta una abundancia de Koinobiontes significativamente mayor ($W=491340$, $p=0.027$, Wilcoxon test) durante la temporada seca ($n=2,138$, 52%) que durante la temporada lluviosa ($n=1,982$, 48%), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados. Al evaluar los años de manera individual (Figura 20), únicamente el año 2014 presenta diferencia significativa entre temporadas ($W=29775$, $p=0.016$, Wilcoxon test)

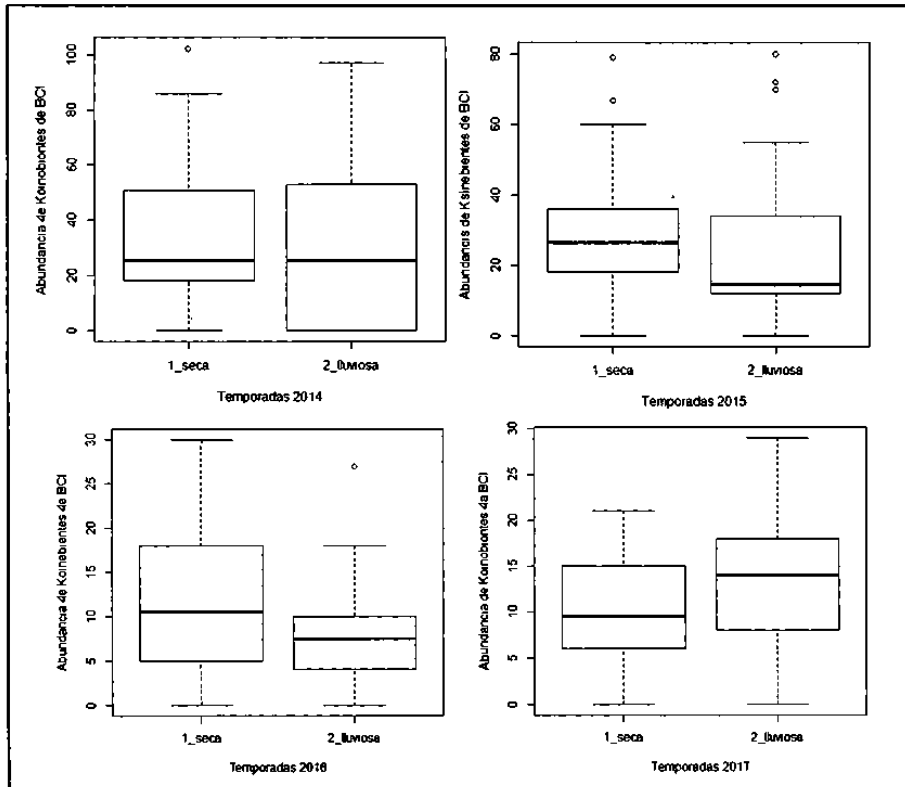


FIGURA 20. Abundancia de Koinobiontes por temporada, de los años 2014 a 2017, en la Isla Barro Colorado. En las gráficas de caja, la línea gruesa representa la mediana, el límite inferior el primer cuartil y el límite superior el tercer cuartil. Los rangos mayor y menor están representados fuera de la caja, como líneas horizontales en la parte superior e inferior, respectivamente. Los valores extremos están representados con un círculo.

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Koinobiontes se estableció en temporada seca 2014 ($n=951$), seguida por la temporada seca 2015 ($n=622$), la temporada seca 2016 ($n=299$) y la temporada seca 2017 ($n=266$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2= 103.58$, $g.l=3$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis), y al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que las temporadas secas 2014 y 2015 poseen una abundancia de Koinobiontes significativamente mayor que 2016 ($p=3.4 \times 10^{-11}$, $p=1.4 \times 10^{-11}$), y 2017 ($p=1.3 \times 10^{-12}$, $p=5.4 \times 10^{-13}$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Koinobiontes se estableció en la temporada lluviosa 2014 (n=783), seguida por la temporada lluviosa 2015 (n=654), la temporada lluviosa 2017 (n=339) y la temporada lluviosa 2016 (n=203). Se reporta diferencia significativa entre las temporadas lluviosas de los cuatro años de colecta ($X^2=61.228$, g.l=3, $p=3.21 \times 10^{-13}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que existe diferencia significativa entre la temporada lluviosa de 2014 y de 2015 son significativamente más abundantes que 2016 ($p=8.3 \times 10^{-9}$, $p=1.4 \times 10^{-11}$) y 2017 ($p=0.011$, $p=0.002$). Asimismo, la temporada lluviosa 2017 es significativamente mayor que la de 2016 ($p=0.0003$).

5.3.2. RIQUEZA DE KOINOBIONTES DE BCI

Se colectaron 48 morfoespecies de Koinobiontes, durante los cuatro años de muestreo, representando el 50% de la riqueza total de la familia Ichneumonidae en Isla Barro Colorado. El año 2014, mostró la mayor riqueza de morfoespecies de Koinobiontes (40 msp), seguido por el año 2015 (37 msp), el año 2017 (34 msp) y el año 2016 (32 msp) (Figura 21A). En general, se reporta una mayor riqueza de Koinobiontes durante la temporada seca (36 msp), comparado con la temporada lluviosa (32 msp) (Figura 21B), sin embargo el único año que presentó más morfoespecies en esta temporada fue 2014, con 4 morfoespecies más (36 msp) que en la temporada lluviosa.

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Koinobiontes se observó en 2014 (36 msp), seguido 2015 (31 msp), 2017 y 2016 con 27 morfoespecies cada una. Asimismo, entre temporadas lluviosas la mayor riqueza de Koinobiontes se estableció en 2014 (32 msp), seguida la temporada 2015 (31 msp), 2016 (29 msp) y 2017 (28 msp).

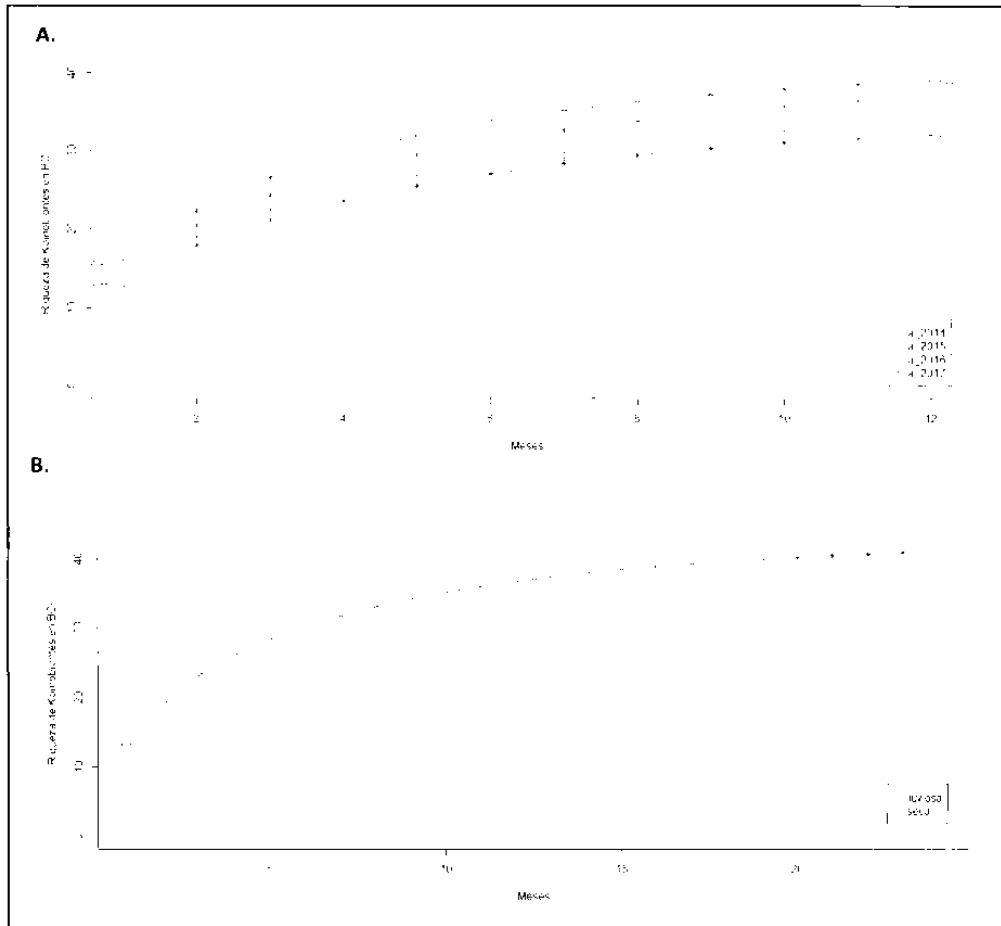


FIGURA 21. Curvas de acumulación de especies de Koinobiontes de la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017. **(A)** Especies por año, 2014 en rojo, 2015 en verde, 2016 en celeste y 2017 en morado **(B)**. Especies por temporada, seca en celeste y lluviosa en rojo.

5.3.3. ESTACIONALIDAD DE KOINOBIOTES DE BCI

En general, los Koinobiontes tuvieron mayor presencia durante los primeros meses del año, con los picos más altos en enero y mayo, y una disminución en la abundancia en febrero y agosto (Figura 22B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados,

se observó una fuerte tendencia al declive en las poblaciones a partir de 2015 (Figura 22C)

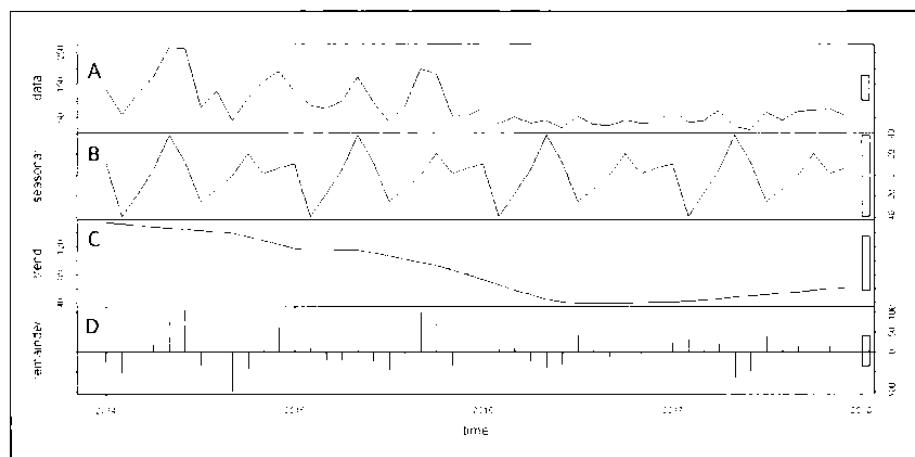


FIGURA 22. Serie de tiempo para la abundancia de Koinobiontes registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017. (A) Datos observados; (B) patrón estacional; (C) tendencia; (D) residuos, eventos al azar.

5.3.4. RESULTADOS POR SUBFAMILIA DE KOINOBIONTES

A continuación se presentan los resultados de las subfamilias de Koinobiontes más abundantes de Isla Barro Colorado (i.e. Orthocentrinae, Campopleginae y Anomaloniinae), las cuales incluyen el 75% de los individuos y el 41% de las morfoespecies de este grupo, obtenidos durante los muestreos de 2014 a 2017.

5.3.4.1. Orthocentrinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Orthocentrinae

En total, fueron colectados 1,971 individuos de Orthocentrinae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 23), representando la subfamilia de Koinobiontes más abundante (48%). Este grupo presentó un promedio anual de

493 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 97%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2014 (n=1,106), seguido por 2015 (n=612), 2017 (n=203) y 2016 (n=17). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Orthocentrinae en los cuatro años muestreados ($X^2=369.22$, g.l.=3, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que el año 2014 tuvo una abundancia de Orthocentrinae significativamente mayor a la de 2015 ($p=1 \times 10^{-7}$), a la de 2016 ($p=2 \times 10^{-16}$) y 2017 ($p=2 \times 10^{-16}$). Asimismo, el año 2015 presentó una abundancia de Orthocentrinae significativamente mayor a la de 2016 ($p=2 \times 10^{-6}$) y a la de 2017 ($p=1 \times 10^{-8}$), y 2017 tuvo una abundancia significativamente mayor a la de 2016 ($p=2 \times 10^{-16}$).

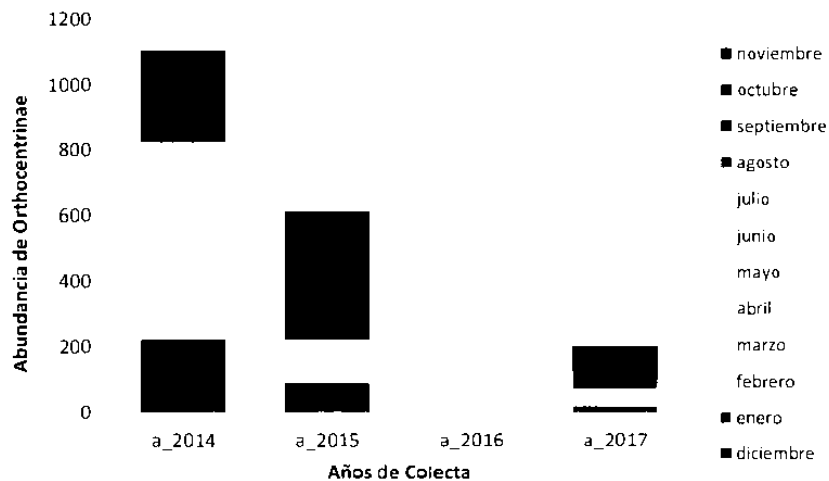


FIGURA 23. Abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Orthocentrinae fue octubre ($\bar{x}=67$, c.v.=105%), seguido por mayo ($\bar{x}=57$, c.v.=127%), mientras que los meses menos abundantes fueron julio ($\bar{x}=22$, c.v.=98.89%) y febrero ($\bar{x}=10$, c.v.=77%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Orthocentrinae por mes ($X^2=60.33$, g.l.=11, $p=8.02 \times 10^{-9}$, Kruskal-Wallis); al realizar una prueba *post*

hoc de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 10), se estableció que octubre únicamente es significativamente más abundante que febrero ($p=5 \times 10^{-5}$), mientras que mayo presentó una abundancia significativamente mayor que enero ($p=0.046$), febrero ($p=1 \times 10^{-7}$) y julio ($p=0.02$). Además, se observa que febrero es significativamente menos abundante que marzo, junio, agosto, septiembre y octubre ($p < 0.05$)

CUADRO 10. Comparación de la abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	-				0.046							
FEB		-	0.047		1x10⁻⁷	9x10⁻⁶		0.000	5x10⁻⁵	5x10⁻⁵		
MAR			0.047	-								
ABR				-								
MAY	0.046	1x10⁻⁷			-		0.002					
JUN		9x10⁻⁶				-	0.003					
JUL					0.002	0.003	-					
AGO		0.000						-				
SEP		5x10⁻⁵							-			
OCT		5x10⁻⁵								-		
NOV											-	
DIC												-

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Orthocentrinae durante la temporada lluviosa ($n=1,095$, 56%) comparada con la temporada seca ($n=876$, 44%) ($W=460890$, $p=1.393 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados; específicamente, existe diferencia significativa entre la temporada seca y lluviosa de los años 2015 ($W=38992$, $p=0.001$, Wilcoxon test), 2016 ($W=3268$, $p=0.002$, Wilcoxon test) y 2017 ($W=33830$, $p=1.6 \times 10^{-6}$, Wilcoxon test).

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Orthocentrinae se observó en la temporada seca 2014 ($n=603$), seguida por la temporada seca 2015 ($n=181$), la temporada seca 2017 ($n=46$) y la temporada seca 2016 ($n=16$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=178.64$, g.l=3, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-

Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que 2014 y 2015 posee una abundancia significativamente mayor a la de 2016 ($p=6.7 \times 10^{-5}$) y la de 2017 ($p=0.0042$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Orthocentrinae se estableció en la temporada lluviosa 2014 ($n=503$), seguida por la temporada lluviosa 2015 ($n=431$), la temporada lluviosa 2017 ($n=157$) y la temporada lluviosa 2016 ($n=1$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=178.64$, $g.l.=3$, $p=2.2 \times 10^{-16}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Orthocentrinae en 2014 es significativamente mayor a la de 2015 ($p=2 \times 10^{-16}$) y 2017 ($p=1.1 \times 10^{-7}$). Asimismo, la temporada lluviosa de 2015 es significativamente más abundante que la de 2016 ($p=2 \times 10^{-16}$) y la de 2017 ($p=0.001$). Además, la temporada seca de 2017 es significativamente más abundante que la de 2016 ($p=2 \times 10^{-16}$).

Riqueza de Orthocentrinae

Los patrones crípticos de esta subfamilia imposibilitaron la determinación de morfoespecies, por lo que se reportó una sola para Barro Colorado (Figura 24), presente durante los cuatro años de muestreo (Cuadro 11).



FIGURA 24. Morfoespecie de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado

CUADRO 11. Riqueza y abundancia de Orthocentrinae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). SEC=temporada seca, LLU=temporada lluviosa

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	SEC	LLU	
Orthocentrinae sp.1	603	503	181	431	16	1	76	160	1971

Estacionalidad de Orthocentrinae

En general, Orthocentrinae tuvo mayor presencia durante octubre (Figura 25B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó una fuerte tendencia al declive en las poblaciones a partir de finales de 2015 (Figura 25C)

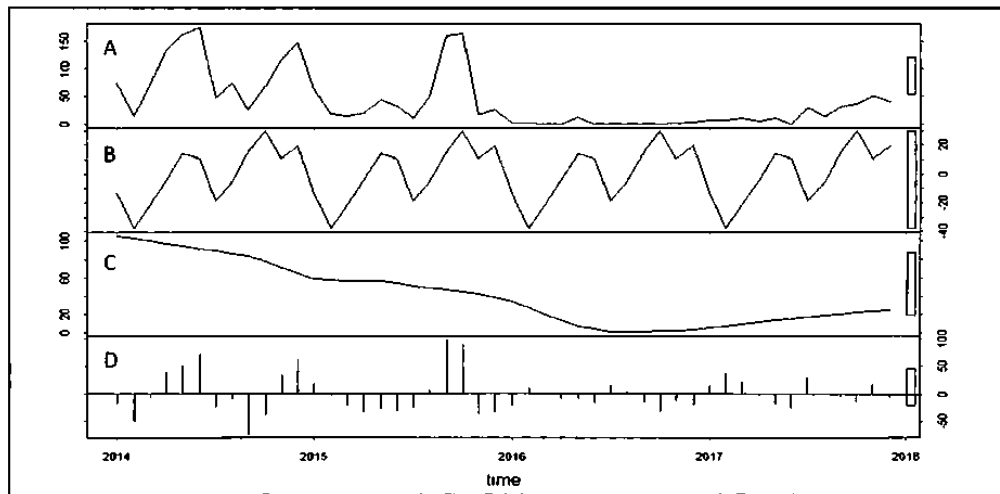


FIGURA 25. Serie de tiempo para la abundancia de Orthocentrinae registrada en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017. (A) Datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

5.3.4.2. Campopleginae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Campopleginae

En total, fueron colectados 716 individuos de Campopleginae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017, representando la segunda familia más abundante de Koinobiontes (18%). Este grupo presentó un promedio anual de 178 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 14%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2015 (n=201), seguido por 2014 (n=198), 2017 (n=175) y 2016 (n=152), sin embargo no existe diferencia significativa entre la abundancia de Campopleginae en los cuatro años muestreados ($X^2=5.16$, g.l.=3, $p=0.16$, Kruskal-Wallis).

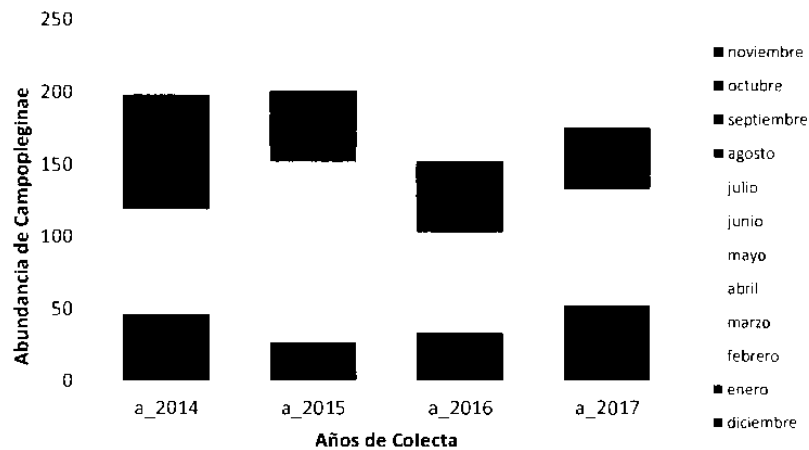


FIGURA 26. Abundancia de Campopleginae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Campopleginae fue enero ($\bar{x}=24$, c.v.=11%), seguido por abril ($\bar{x}=18$, c.v.=62%), mientras que los meses menos abundantes fueron febrero ($\bar{x}=11$, c.v.=67%) y septiembre ($\bar{x}=10$, c.v.=25%); sin

embargo no se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Campopleginae por mes ($X^2=8.96$, g.l.=11, $p=0.110$, Kruskal-Wallis)

En general, se reporta una mayor abundancia de Campopleginae durante la temporada seca ($n=373$, 52%) comparada con la temporada lluviosa ($n=343$, 48%). Sin embargo, no existió diferencia significativa entre las dos temporadas climáticas ($W=511820$, $p=0.441$, Wilcoxon test)

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Campopleginae se observó en la temporada seca 2015 ($n=117$), seguida por la temporada seca 2017 ($n=111$), la temporada seca 2014 ($n=85$) y la temporada seca 2016 ($n=70$). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=20.767$, g.l.=3, $p=0.0001$, Kruskal-Wallis) Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se 2015 posee una abundancia significativamente mayor a la de 2014 ($p=0.003$) y a la de 2016 ($p=0.001$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Campopleginae se estableció en la temporada lluviosa 2014 ($n=113$), seguida por la temporada lluviosa 2015 ($n=84$), la temporada lluviosa 2016 ($n=82$) y la temporada lluviosa 2017 ($n=64$); sin embargo, no se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=3.915$, g.l.=3, $p=0.271$, Kruskal-Wallis).

Riqueza de Campopleginae

Se colectaron 14 morfoespecies de Campopleginae (Figura 27), durante los cuatro años de muestreo, representando a la tercera subfamilia de Koinobiontes con más riqueza de especies (29%) de la Isla Barro Colorado. El año 2014, mostró la mayor riqueza de morfoespecies de Campopleginae (14 msp), seguido por el año 2015 (11 msp), y los años 2016 y 2017 con 10 morfoespecies en cada

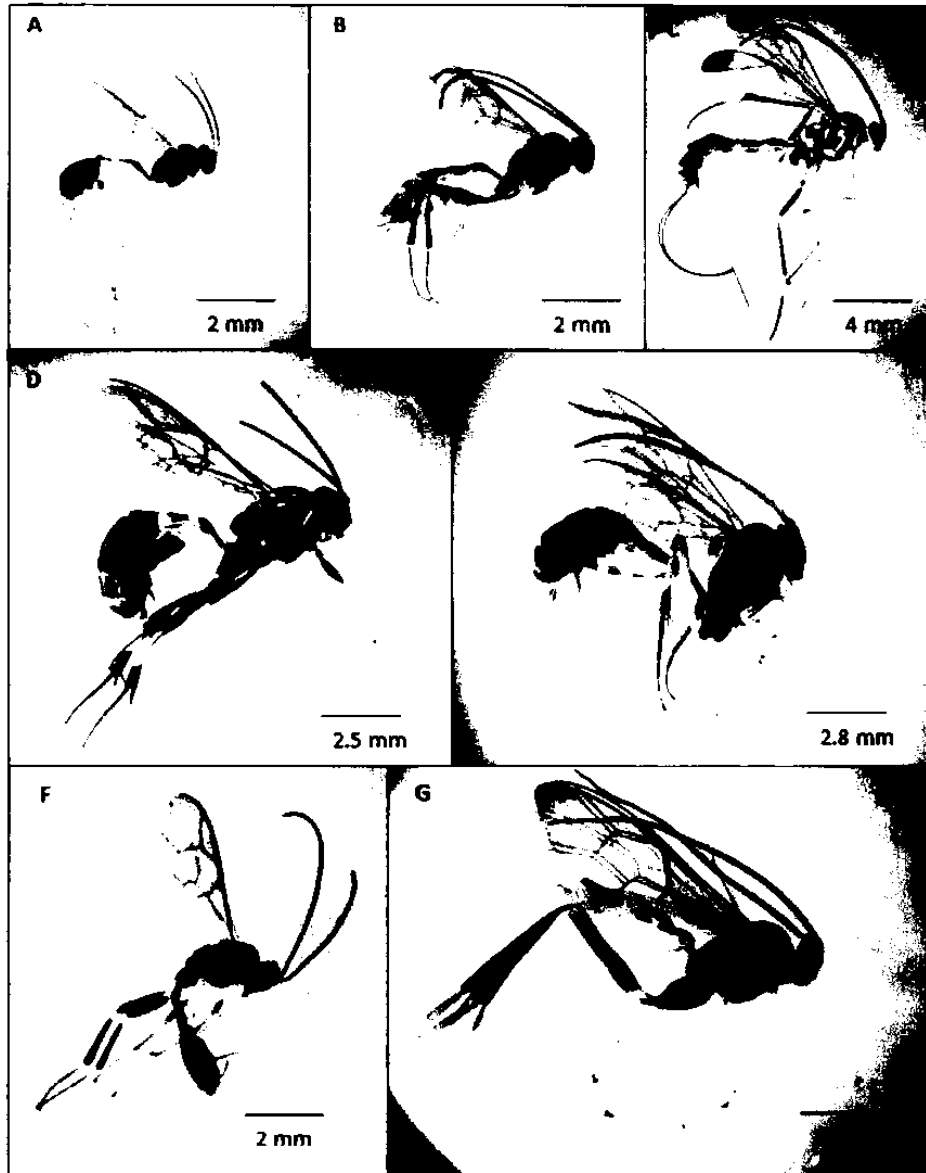
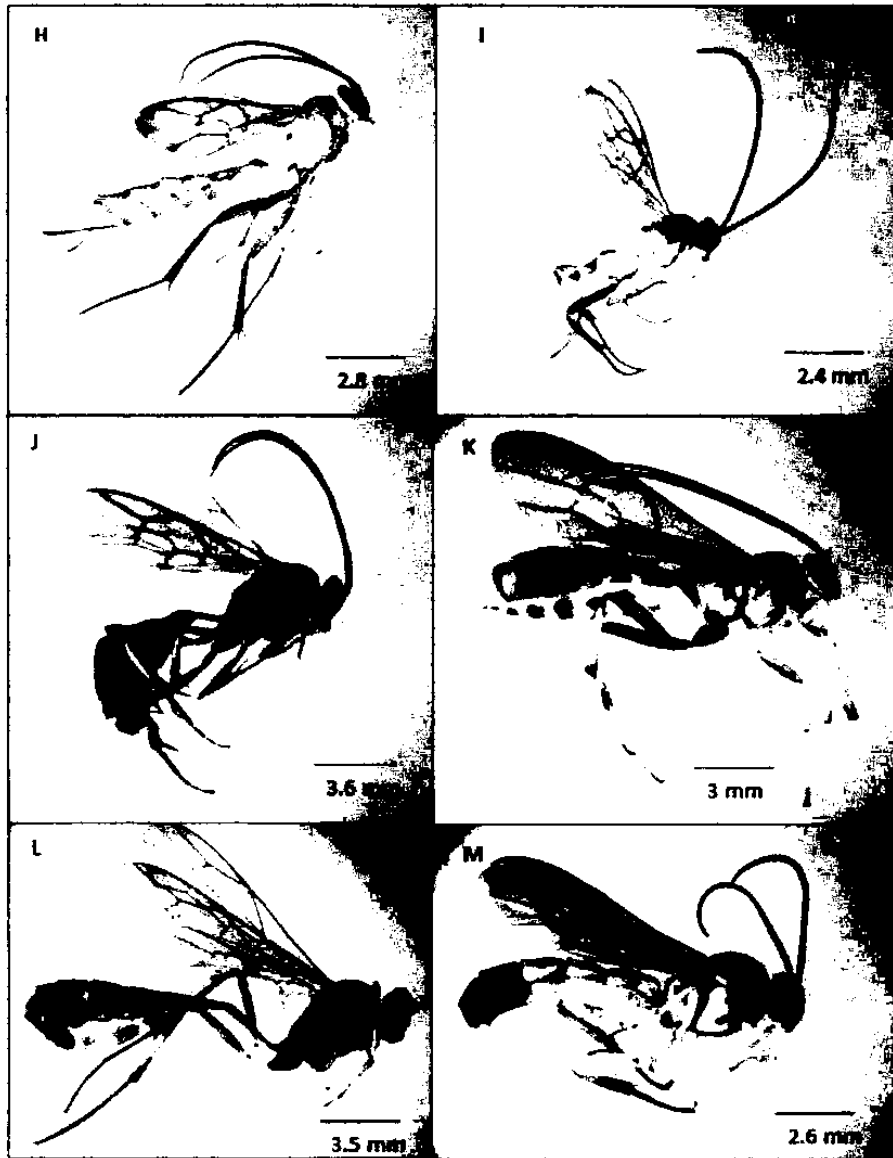


FIGURA 27. Morfoespecies de Campopleginae. (A) Campopleginae sp.1, (B) Campopleginae sp.2, (C) Campopleginae sp.3, (D) Campopleginae sp.4, (E) Campopleginae sp.5, (F) Campopleginae sp.6, (G) Campopleginae sp.7.



Continuación FIGURA 27. Morfoespecies de Campopleginae de la Isla Barro Colorado (H) Campopleginae sp.8. (I) Campopleginae sp.9. (J) Campopleginae sp.10. (K) Campopleginae sp.11. (L) Campopleginae sp.13. (M) Campopleginae sp.14.

Entre temporadas secas, la mayor riqueza de Campopleginae se estableció en la temporada seca 2014 (13 msp), seguida por 2015 (11 msp), 2016 (8 msp) y 2017 (7 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas; las temporadas con mayor riqueza de Campopleginae fueron 2014, 2015 y 2017 (10 msp en cada temporada), seguido de la temporada lluviosa 2016 (9 msp) (Cuadro 12).

CUADRO 12. Riqueza y abundancia de Campopleginae de la Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca; LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLV	SEC	LLU	SEC	LLV	
Campopleginae sp.1	32	81	52	53	38	55	66	32	409
Campopleginae sp.2	13	7	19	3	5	1	1	1	50
Campopleginae sp.3	10		4	1	1	1			17
Campopleginae sp.4	1	9	7	4	4	6	1	4	36
Campopleginae sp.5	6	3	13	5	10	12	14	2	65
Campopleginae sp.6	6		1	1	1	1			10
Campopleginae sp.7	1	2	2		1	3	1	1	11
Campopleginae sp.8	6	4	1	1				1	13
Campopleginae sp.9	2	1				1		1	5
Campopleginae sp.10	2	3	1	1		1		1	9
Campopleginae sp.11	3								3
Campopleginae sp.12	1								1
Campopleginae sp.13	2	2	16	15	10	1	17	20	83
Campopleginae sp.14		1	1				1	1	4
TOTAL	13	10	11	9	8	10	7	10	
	mps	mps	spm	mps	mps	mps	mps	mps	

Estacionalidad de Campopleginae

En general, Campopleginae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con los picos más altos en enero y abril (Figura 28B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó un declive en la abundancia a inicios de 2016, con un ascenso a inicios de 2017 (Figura 28C)

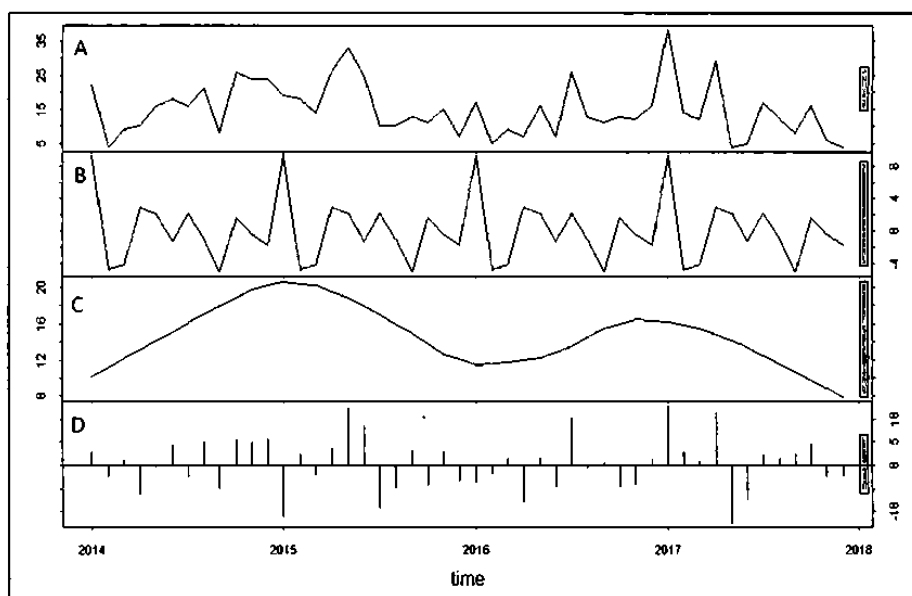


FIGURA 28. Serie de tiempo para la abundancia de Campopleginae registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017 (A) Serie de tiempo, datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

3.4.3. Anomaloninae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Anomaloninae

En total, fueron colectados 354 individuos de Anomaloninae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 29), representando la tercera familia más abundante de Koinobiontes (9%). Este grupo presentó un promedio anual de 89 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 24%. La mayor abundancia fue registrada para el año 2016 ($n=118$), seguido por 2015 ($n=89$), 2014 ($n=77$) y 2017 ($n=70$). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Anomaloninae en los cuatro años muestreados ($X^2=13.348$, g.l.=3, $p=0.004$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que 2016 fue significativamente más abundante que 2017 ($p=0.009$).

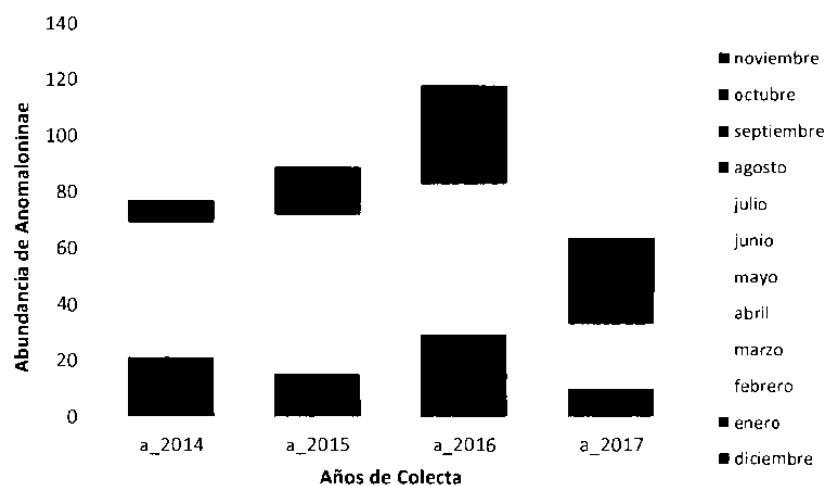


FIGURA 29. Abundancia de Anomaloninae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Anomaloninae fue enero ($\bar{x}=15$, c.v.=45%), seguido por mayo ($\bar{x}=11$, c.v.=89%), mientras que los meses menos abundantes fueron septiembre ($\bar{x}=6$, c.v.=48.10%) y agosto ($\bar{x}=5$, c.v.=64.15%); sin embargo no se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Anomaloninae por mes ($\chi^2=19.723$, g.l.=11, $p=0.05$, Kruskal-Wallis).

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Anomaloninae durante la temporada seca ($n=213$, 60%) comparada con la temporada lluviosa ($n=141$, 40%) ($W=495130$, $p=0.002$, Wilcoxon test), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados. Al realizar pruebas individuales de Wilcoxon por año, se estableció que existe diferencia significativa entre la temporada seca y la temporada lluviosa de 2014 ($W=30609$, $p=0.001$) y entre las temporadas seca y lluviosa de 2015 ($W=32368$, $p=0.023$; 2016).

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Anomaloninae se observó en la temporada 2016 ($n=63$),

seguida por la temporada seca 2014 (n=58), la temporada seca 2015 (n=57) y la temporada seca 2017 (n=29). No se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=6.475$, g.l=3, p=0.09, Kruskal-Wallis).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Anomaloninae se estableció en la temporada lluviosa 2016 (n=55), seguida por la temporada lluviosa 2017 (n=35), la temporada lluviosa 2015 (n=32) y la temporada lluviosa 2014 (n=19). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=10.759$, g.l=3, p=0.013, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Anomaloninae en la temporada lluviosa 2016 es significativamente mayor que en la temporada lluviosa 2014 (p=0.002).

Riqueza de Anomaloninae

Se colectaron cinco morfoespecies de Anomaloninae (Figura 30), durante los cuatro años de muestreo, representando la tercera subfamilia de Koinobiontes con mayor riqueza de morfoespecies (10%) de la Isla Barro Colorado. Los años 2015, 2016 y 2017 mostraron la mayor riqueza de Anomaloninae (5 msp),

CUADRO 13. Riqueza y abundancia de Anomaloninae en Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca, LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLV	SEC	LLV	SEC	LLV	
Anomaloninae sp.1	36	9	27	8	28	15	14	8	145
Anomaloninae sp.2	13	3	4	3	14	18	12	5	72
Anomaloninae sp.3	8	5	17	19	10	20	7	21	107
Anomaloninae sp.4	1	2	4			1	1		9
Anomaloninae sp.5			5	2	11	1	1	1	21
TOTAL	4	4	5	4	4	5	5	4	
	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	msp	

seguidos por 2014 (4 msp). En general, se reporta igual riqueza de Anomaloniinae durante la temporada seca y lluviosa (5 msp).

Entre temporadas secas; la mayor riqueza de Anomaloniinae se estableció en la temporada seca 2015 (5 msp), seguido por la temporada seca 2017 (5 msp) y las temporadas secas 2014 y 2016 (4 msp). Asimismo, entre temporadas lluviosas, la mayor riqueza de Anomaloniinae se estableció en temporada lluviosa 2016 (5 msp), seguido por las temporadas 2014, 2015 y 2017, con igual número de morfoespecies (4 msp, Cuadro 13).

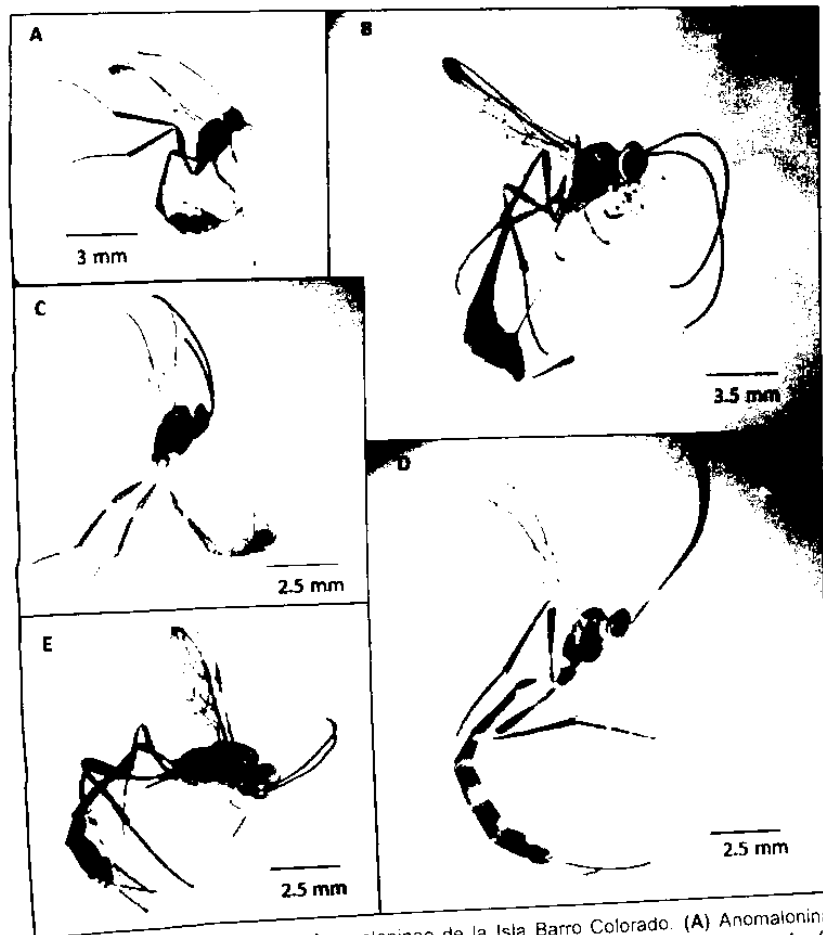


FIGURA 30. Morfoespecies de Anomaloniinae de la Isla Barro Colorado. (A) Anomaloniinae sp.1. (B) Anomaloniinae sp.2. (C) Anomaloniinae sp.3. (D) Anomaloniinae sp.4. (E) Anomaloniinae sp.5.

Estacionalidad de Anomaloninae

En general, Anomaloninae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con los picos más altos en enero (Figura 31B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó un descenso en la abundancia desde inicios de 2014, seguido por un incremento desde inicios de 2015 hasta inicios de 2017, cuando la abundancia cae nuevamente (Figura 31C)

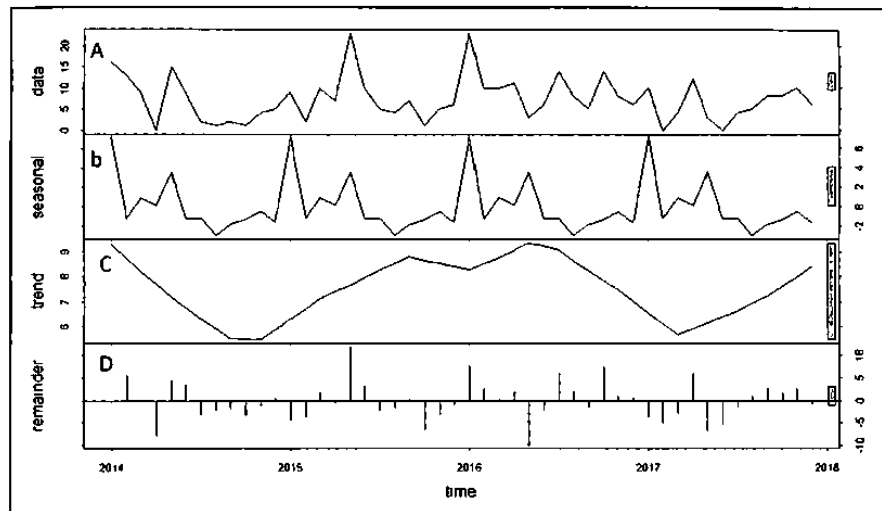


FIGURA 31. Serie de tiempo para la abundancia de Anomaloninae registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017 (A) Datos observados, (B) patrón estacional, (C) tendencia, (D) residuos, eventos al azar

3.4.4. Cremastinae: Abundancia, riqueza y estacionalidad

Abundancia de Cremastinae

En total, fueron colectados 339 individuos de Cremastinae en la Isla Barro Colorado, de 2014 a 2017 (Figura 32), representando la cuarta familia más abundante de Koinobiontes (8.5%). Este grupo presentó un promedio anual de 58 individuos, con un coeficiente de variación (c.v.) de 53%. La mayor

abundancia fue registrada para el año 2015 (n=98), seguido por 2016 (n=57), 2014 (n=53) y 2017 (n=24). Existe diferencia significativa entre la abundancia de Cremastinae en los cuatro años muestreados ($X^2=11.59$, g.l.=3, $p=0.009$, Kruskal-Wallis). Al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon, con corrección de Bonferroni, se establece que 2015 fue significativamente más abundante que 2017 ($p=0.007$).

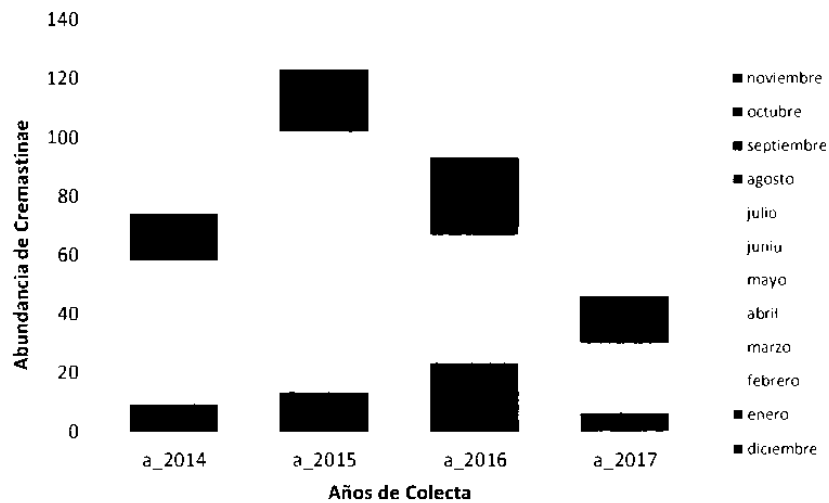


FIGURA 32. Abundancia de Cremastinae de la Isla Barro Colorado por año y mes, colectados de 2014 a 2017. Los meses de la temporada seca se presentan en tonalidades de rojo, y los meses de la temporada lluviosa, en tonalidades de azul.

El mes con mayor abundancia promedio de Cremastinae fue marzo ($\bar{x}=13$, c.v.=51%), seguido por febrero ($\bar{x}=12$, c.v.=89%), mientras que los meses menos abundantes fueron julio ($\bar{x}=4$, c.v.=101%) y junio ($\bar{x}=3$, c.v.=34%). Se evidenció diferencia significativa entre la abundancia de Cremastinae por mes ($X^2=46.23$, g.l.=11, $p=2.93 \times 10^{-6}$, Kruskal-Wallis); al realizar una prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni (Cuadro 14), se estableció que marzo es significativamente más abundante que junio ($p=0.004$), julio ($p=0.001$), agosto ($p=0.012$), septiembre ($p=0.008$) y noviembre ($p=0.028$).

CUADRO 14. Comparación de la abundancia de Cremastinae de la Isla Barro Colorado por mes, para los muestreos realizados de 2014 a 2017. Valores de p corregidos con la prueba *post hoc* de Bonferroni. Los valores significativos se muestran en negritas. Las comparaciones entre meses secos se muestran en cuadros rojos, entre meses lluviosos en cuadros azules, y de secos versus lluviosos, en cuadros amarillos.

	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC
ENE	1.000	0.005	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
FEB	0.005	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAR	0.005	0.000	1.000	0.000	0.000	0.004	0.001	0.012	0.008	0.000	0.028	0.000
ABR	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MAY	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JUN	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JUL	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
AGO	0.000	0.000	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SEP	0.000	0.000	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000
OCT	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000
NOV	0.000	0.000	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
DIC	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000

En conjunto, se reporta una abundancia significativamente mayor de Cremastinae durante la temporada seca (n=232, 68%) comparada con la temporada lluviosa (n=107, 32%) ($W=477190$, $p=3.27 \times 10^{-8}$, Wilcoxon test), teniendo en cuenta los cuatro años evaluados. Al realizar pruebas individuales de Wilcoxon por año, se estableció que existe diferencia significativa entre la temporada seca y la temporada lluviosa de 2014 ($W=29964$, $p=6.79 \times 10^{-5}$), y entre la temporada seca y lluviosa de 2015 ($W=28858$, $p=7.86 \times 10^{-6}$); 2016.

Al tener en cuenta únicamente las temporadas secas de los cuatro años, la mayor abundancia de Cremastinae se observó en la temporada 2015 (n=98), seguida por la temporada seca 2016 (n=57), la temporada seca 2014 (n=53) y la temporada seca 2017 (n=24). Se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas secas ($X^2=24.48$, g.l=3, $p=1.98 \times 10^{-5}$, Kruskal-Wallis). Al realizar la prueba *post hoc* de Wilcoxon con corrección de Bonferroni, se estableció que la abundancia de Cremastinae en la temporada seca 2017 es significativamente menor que los tres años anteriores (2014, $p=0.002$; 2015, $p=5 \times 10^{-6}$; 2016, $p=0.005$).

Por otra parte, al evaluar las temporadas lluviosas de los cuatro años, la mayor abundancia de Cremastinae se estableció en la temporada lluviosa 2016 (n=36), seguida por la temporada lluviosa 2015 (n=25), la temporada lluviosa 2017 (n=25) y la temporada lluviosa 2014 (n=21). No se evidenció diferencia significativa entre las cuatro temporadas lluviosas ($X^2=4.57$, g.l=3, $p=0.206$, Kruskal-Wallis).

Riqueza de Cremastinae

Se colectaron dos morfoespecies de Cremastinae (Figura 33), durante los cuatro años de muestreo, representando la sexta subfamilia de Koinobiontes con mayor riqueza de morfoespecies (4%) de la Isla Barro Colorado. Los cuatro años de muestreo, así como las dos temporadas (i.e. seca y lluviosa) presentaron ambas morfoespecies de Cremastinae.

CUADRO 15. Riqueza y abundancia de Anomaloninae en Isla Barro Colorado por temporada, de 2014 a 2017. La temporada seca de cada año se presenta en rojo (i.e. de diciembre a mayo) y la temporada lluviosa en azul (i.e. de junio a noviembre). En blanco, las temporadas con ausencia de las morfoespecies (msp). SEC=temporada seca; LLU=temporada lluviosa.

	2014		2015		2016		2017		TOTAL
	SEC	LLU	SEC	LLV	SEC	LLV	SEC	LLV	
Cremastinae sp.1	52	19	96	25	49	30	18	24	145
Cremastinae sp.2	1	2	2		8	6	6	1	72
TOTAL	4	4	5	4	4	5	5	4	
	msp	Msp	msp	msp	Msp	msp	msp	msp	

Todas las temporadas secas presentaron ambas morfoespecies de Cremastinae, no así las temporadas lluviosas, con la morfoespecie Cremastinae sp.1 ausente en la temporada lluviosa 2015. (Cuadro 15).

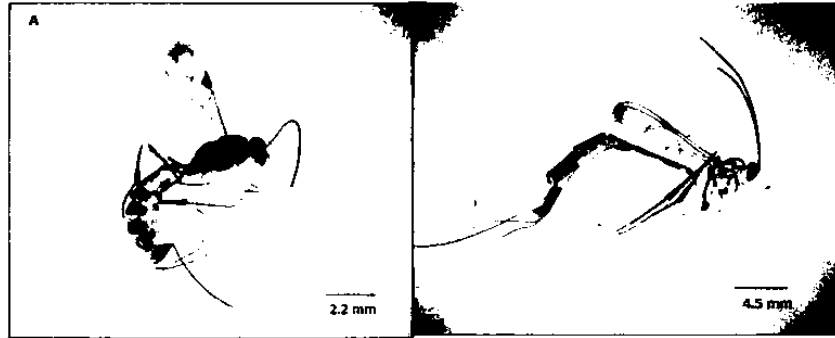


FIGURA 33. Morfoespecies de Cremastinae de la Isla Barro Colorado, colectados de 2014 a 2017. (A) Cremastinae sp.1, (B) Cremastinae sp.2.

Estacionalidad de Cremastinae

En general, Cremastinae tuvo mayor presencia durante los primeros meses del año, con los picos más altos en marzo (Figura 34B). Con los datos obtenidos en los cuatro años estudiados, se observó un incremento en la abundancia desde inicios de 2014, alcanzando los valores máximos a inicios de 2015, seguido por un descenso desde finales de 2015 hasta inicios de 2017, cuando la abundancia inicia su ascenso nuevamente (Figura 34C).

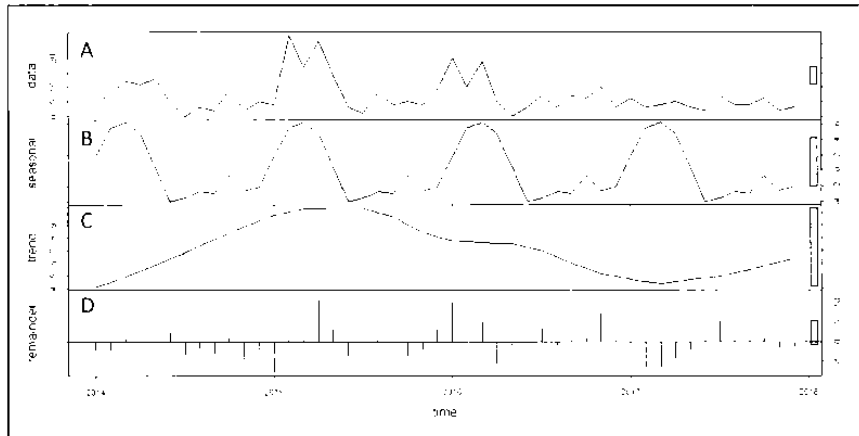


FIGURA 34. Serie de tiempo para la abundancia de Cremastinae registrada en la Isla Barro Colorado, de 2014-2017. (A) Datos observados; (B) patrón estacional; (C) tendencia; (D) residuos, eventos al azar.

5.4. EFECTO DE FACTORES CLIMÁTICOS EN IDIOBIONTES Y KOINOBIOTES

Al realizar un análisis de ordenación (ACC) para evaluar la abundancia de subfamilias Idiobiontes y Koinobiontes, con respecto de las temporadas y los factores climáticos en los cuatro años muestreados (Figura 35), se observa que los grupos ecológicos de parasitoides (i.e. Idiobiontes y Koinobiontes) no están asociados a alguna temporada climática específica en conjunto, sino que cada subfamilia presenta preferencia distintas (Figura 35). Cuatro subfamilias Idiobiontes (i.e. Brachycyrtinae, Cryptinae, Labeninae, Rhyssinae) y cinco subfamilias Koinobiontes (i.e. Anomaloninae, Cremastinae, Metopiinae, Mesochorinae, Tersilochinae) parecen estar más relacionadas con las temporadas secas, mientras que dos subfamilias de Idiobiontes (i.e. Ichneumoninae, Pimplinae) y cuatro de Koinobiontes (i.e. Banchinae, Campopleginae, Ophioninae, Orthocentrinae) parecen estar más relacionadas con las temporadas lluviosas. Dos subfamilias de Koinobiontes (i.e. Oxythorinae, Tryphoninae) no fueron utilizadas para este análisis por su baja abundancia.

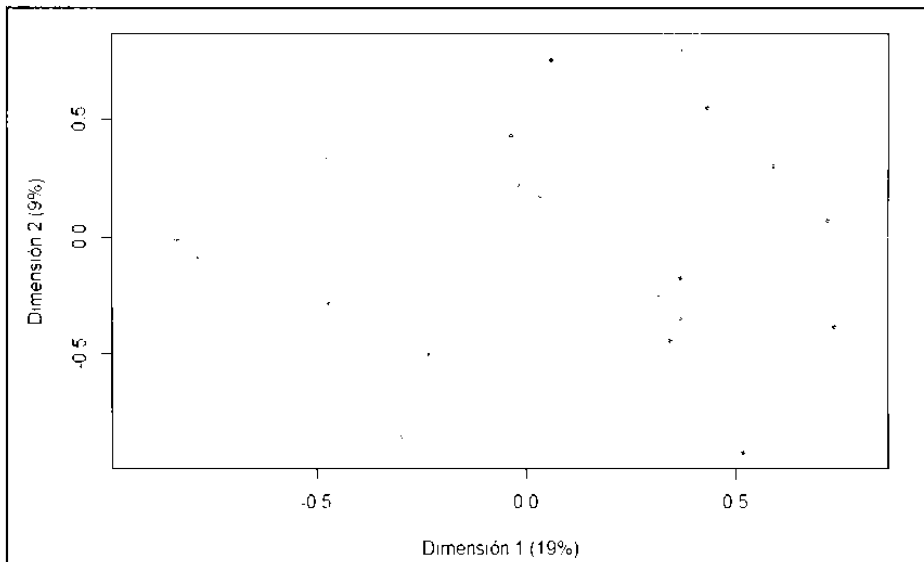


FIGURA 35. Análisis de Correspondencia Canónica; Distribución de las subfamilias de Idiobiontes y Koinobiontes con respecto de las temporadas (i.e. seca y lluviosa) y los factores climáticos (i.e. temperatura, humedad relativa y precipitación) en la Isla Barro Colorado. Las subfamilias se presentan en rojo, con la primera letra indicando el grupo al que pertenecen; las temporadas por año se presentan en azul y los factores climáticos en gris.

Adicionalmente, con un análisis de ordenación (NMDS) evaluando la distribución de las morfoespecies de Idiobiontes y Koinobiontes con respecto de las temporadas climáticas (i.e. seca y lluviosa) de 2014 a 2017, también se observó que existe una división en cuanto a las especies presentes en época seca y lluviosa de los distintos años de estudio (Figura 36). La mayoría de morfoespecies se agrupa dentro de las temporadas secas de los cuatro años evaluados, y la temporada lluviosa de 2014 y 2017. Además, puede observarse que la temporada lluviosa 2015, afectada por el fenómeno de El Niño se asocia más con las temporadas secas de los otros años, en cuanto a abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes.

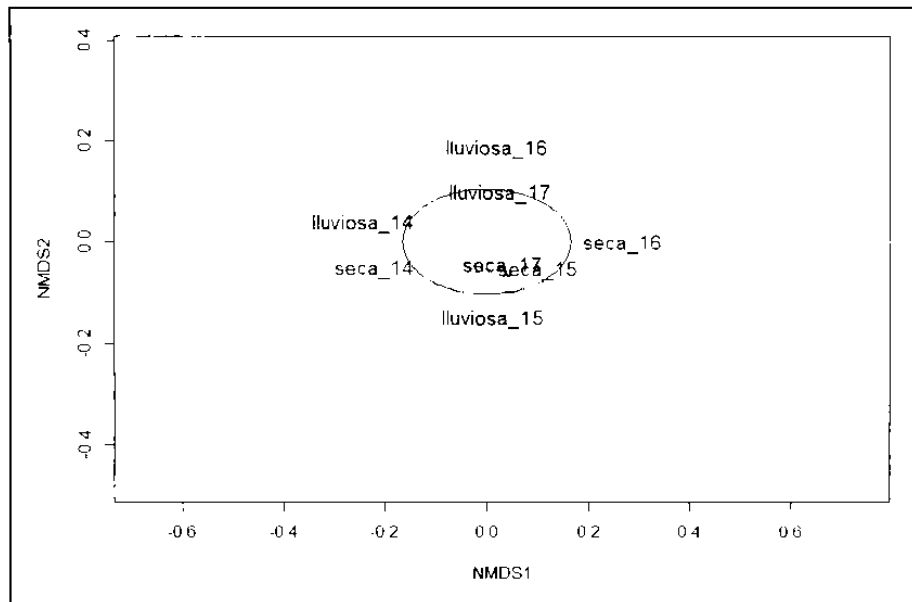


FIGURA 33. Análisis Dimensional No Métrico (NMDS); Agrupación de las temporadas climáticas en función de la abundancia de Idiobiontes y Koinobiontes colectados en Barro Colorado.

6. DISCUSIÓN

6.1. FACTORES CLIMÁTICOS DE LA ISLA BARRO COLORADO

La Isla Barro Colorado ha sido objeto de estudios a largo plazo que se han dedicado a registrar los factores climáticos por hora, día, semana y año, por lo menos desde 1925 (Windsor, 1990). Con estos registros se han establecido patrones generales en el comportamiento de variables climáticas como precipitación, temperatura, humedad relativa, humedad del suelo, radiación solar y evapotranspiración, de las cuales, las tres primeras fueron evaluadas en este estudio. En general, los patrones coinciden con los registrados previamente por Windsor (1990), con una leve disminución en la temperatura y el promedio de precipitación. En su estudio, Windsor estima que, en la Isla Barro Colorado, existe una tendencia a la reducción de la precipitación, con una disminución de aproximadamente ocho mm al año. De 1925 a 1986 reporta un promedio de precipitación anual de 2,612, mientras que en este estudio se registra un promedio anual de 2, 200 mm de 2014 a 2017.

Por otro lado, se ha establecido que la cantidad de precipitación se ve influenciada por eventos climáticos como el fenómeno de El Niño y La Niña (Windsor, 1990; Climate Prediction Center, 2018), durante el cual la precipitación disminuye o aumenta de manera considerable, respectivamente. Esto fue evidente durante los años afectados por El Niño incluidos en este estudio (i.e. 2015 y 2016, Anexo 1), en los cuales la precipitación se redujo drásticamente (Figura 3B). Por otro lado, la precipitación aumentó con el fenómeno de La Niña, registrado durante finales de 2016 y finales de 2017 (Figura 3C, Anexo 1). Patrones similares pudieron observarse con el porcentaje de humedad relativa, la cual disminuyó durante el fenómeno de El Niño, y aumentó durante el fenómeno de La Niña (Figura 5C, Anexo 1).

Adicionalmente, a pesar de que la temperatura es relativamente constante (Figura 2A), se registró un aumento de al menos 1°C durante los episodios del fenómeno de El Niño durante 2015 y 2016 (Figura 2B, Anexo 2).

6.2. IDIOBIONTES Y KOINOBIONTES DE LA ISLA BARRO COLORADO

Abundancia y riqueza

Se reporta una mayor abundancia de Idiobiontes (61%) que de Koinobiontes (39%) en Isla Barro Colorado (BCI), durante los cuatro años de estudio, lo cual concuerda con otro estudio (Shapiro y Pickering, 2000), en el que también reportan una mayor cantidad de Idiobiontes (66%) que de Koinobiontes (34%) en el mismo sitio de estudio y con una metodología de colecta similar a los de esta investigación. Por otro lado, en un bosque tropical de Costa Rica, Shapiro y Pickering (2000) reportan un mayor porcentaje de Koinobiontes (57%) que de Idiobiontes (43%). Este intercambio en la mayoría de abundancia podría deberse a que los Koinobiontes poseen una mayor sensibilidad a las perturbaciones, ya que Shapiro y Pickering (2000) reportan una mayor abundancia de Koinobiontes en bosques maduros. Al ser la Isla Barro Colorado un sitio aislado artificialmente (Windsor, 1990), podría tomarse como un lugar intervenido que afectaría la presencia de Koinobiontes.

Durante esta investigación, se registró el 100% de las subfamilias Idiobiontes y 85% de las subfamilias Koinobiontes de Ichneumonidae reportadas en Panamá (Shapiro y Pickering, 2000; Hanson y Gauld, 2006; Coronado, 2009). Las dos subfamilias faltantes de Koinobiontes son Ctenopelmatinae, con un individuo reportado para Barro Colorado (Shapiro y Pickering, 2000) y Cylloceriinae, con un individuo reportado en Chiriquí y uno en Bocas del Toro (Khalaim *et al.*, 2017). Además, se reporta el 75% de las subfamilias Idiobiontes, y el 55% de subfamilias Koinobiontes registradas en todo el Neotrópico (Cuadro 1, Hanson y Gauld, 2006). Por otro lado, la cantidad de morfoespecies obtenidas en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017, equivalen aproximadamente a un 60% de las morfoespecies de Idiobiontes, y un 40% de las morfoespecies de Koinobiontes obtenidas en nueve bosques de tierras bajas de Centro América

(Veijalainen *et al.*, 2014). Los resultados anteriores dan un indicio acerca de la importancia de la Isla Barro Colorado en cuanto a fauna de Ichneumonidae en la región.

Las subfamilias más abundantes de Idiobiontes (i.e. Cryptinae) y Koinobiontes (i.e. Orthocentrinae) colectadas en la Isla Barro Colorado de 2014 a 2017, coinciden con los reportes previos de Shapiro y Pickering (2000) para el mismo sitio. Asimismo, estas subfamilias son las más abundantes, de sus respectivos grupos, en un conjunto de nueve bosques de tierras bajas (i.e. 0-700 msnm) del norte de Centro América (Veijalainen *et al.*, 2014), en dos bosques tropicales de tierras bajas de Ecuador y Perú (Veijalainen *et al.*, 2012). Todas las muestras han sido obtenidas con trampas Malaise al nivel del suelo, excepto las de Ecuador, que fueron recolectadas con fumigación del dosel, lo cual parece indicar que ambas familias son dominantes no sólo en este tipo de hábitat, sino en los dos estratos del bosque. Sin embargo, en un bosque de tierras bajas de Costa Rica, mucho más húmedo que Barro Colorado y los otros sitios mencionados anteriormente, la subfamilia Cryptinae fue sustituida por Pimplinae como la más abundante de los Idiobiontes (Shapiro y Pickering, 2000; Veijalainen *et al.*, 2012). Además, es importante mencionar que Pimplinae, cuenta con una mayor abundancia y riqueza reportada en bosques de tierras medias (i.e. 1000-1900 msnm) en el norte de Centro América (Veijalainen, 2014).

Por su parte, tres subfamilias de Koinobiontes poco representadas en la Isla Barro Colorado (i.e. Mesochorinae, Ophioninae y Tryphoninae) son más abundantes en tierras medias y altas (i.e. 1900-2500) en el norte de Centro América (Veijalainen, 2014), lo que podría ser una explicación de la poca cantidad de individuos obtenidos en la Isla Barro Colorado.

Estacionalidad

En general, se observó que, tanto las subfamilias de Idiobiontes (Figuras 6, 9B), como de Koinobiontes (Figuras 19, 22B) de la Isla Barro Colorado presentan los picos de abundancia en los primeros meses del año, siendo los puntos más altos en abril y mayo, respectivamente. Sin embargo, al analizar por separado las subfamilias más abundantes de ambos grupos, es posible observar que, cada una presenta un

comportamiento particular. Específicamente, los Idiobiontes de la subfamilia Cryptinae presentaron el pico de mayor abundancia en marzo, lo cual coincide con los resultados obtenidos por Shapiro y Pickering (2000), en el mismo sitio de estudio. Por otro lado, los idiobiontes de la subfamilia Ichneumoninae presentaron el pico de mayor abundancia en abril, lo cual difiere de los resultados obtenidos por Shapiro y Pickering (2000), con el pico de mayor abundancia en julio. Finalmente, los Idiobiontes de la subfamilia Pimplinae presentaron el mayor pico de abundancia en enero, lo cual difiere de los resultados obtenidos por Shapiro y Pickering (2000), con el pico más alto en junio. En cuanto a los Koinobiontes, la subfamilia Orthocentrinae presentaron el pico de mayor abundancia en octubre, lo cual difiere de los resultados obtenidos por Shapiro y Pickering (2000), quienes reportaron el pico de mayor abundancia de Orthocentrinae en febrero. Por otro lado, los koinobiontes de la subfamilia Campopleginae presentaron el pico de mayor abundancia en enero, lo cual difiere de los resultados obtenidos por Shapiro y Pickering (2000), quienes reportaron el pico de mayor abundancia en abril. Es importante aclarar que los resultados del presente estudio corresponden a promedios obtenidos en cuatro años afectados por distintos fenómenos climáticos, mientras que los de Shapiro y Pickering (2000) corresponden a un solo año de colecta, el cual no fue afectado por fenómenos climáticos, lo cual puede hacer que exista una variación en los datos obtenidos.

Por otro lado, fue posible observar que los Idiobiontes (Figura 9B) presentan patrones anuales más consistentes que los Koinobiontes (Figura 22B), que poseen patrones erráticos. Sin embargo, esta variación en los patrones de Koinobiontes puede deberse al alto número de subfamilias con comportamientos distintos dentro del grupo, esto sin tener en cuenta la variación que puede existir con el comportamiento de cada morfoespecie, en especial las más abundantes, dentro de cada subfamilia (Gaasch *et al.*, 1998).

6.3. EFECTO DE FACTORES CLIMÁTICOS EN IDIOBIONTES Y KOINOBIOTES DE LA ISLA BARRO COLORADO

En general, se observa que los Idiobiontes y Koinobiontes de Barro Colorado poseen una preferencia por la temperatura seca, y una mayor abundancia como en riqueza (Figuras 8B,

21B), sin embargo, al evaluar las subfamilias de manera individual, se puede establecer que las preferencias en temperatura y humedad varían con cada grupo (Figura 35). Al evaluar las subfamilias más abundantes de los Idiobiontes, únicamente Cryptinae presenta clara preferencia por las condiciones secas (Cuadro 3); sin embargo, luego de un largo período de baja precipitación y humedad en 2015, causado por el fenómeno de El Niño (Anexo 2), la abundancia empezó a disminuir notablemente (Figura 12C), recuperándose muy levemente a finales de 2016, durante un período climático normal, y disminuyendo nuevamente en 2017, cuando la precipitación aumentó debido al fenómeno de La Niña.

Las subfamilias Ichneumoninae y Pimplinae parecen aumentar su presencia en la Isla Barro Colorado con la humedad, lo cual se cumpliría especialmente para Pimplinae, que tuvo una disminución considerable en la abundancia, después de año y medio de precipitaciones bajas como consecuencia del fenómeno de El Niño desde 2015 hasta mediados de 2016 (Figura 28C, Anexo 2), pero que tuvo una recuperación notable con las precipitaciones altas causadas por el fenómeno de La Niña. Es importante mencionar que la subfamilia Pimplinae sustituye a la subfamilia Cryptinae, como el grupo de Idiobionte más abundante, en un bosque muy húmedo de Costa Rica (Shapiro y Pickering, 2000) que presenta el doble de precipitación anual (i.e. 4000 mm) que la Isla Barro Colorado, lo cual parecería estar relacionado con su preferencia por las condiciones más húmedas.

Al considerar las subfamilias más abundantes dentro de Koinobiontes, se observa que Orthocentrinae y Campopleginae están más asociadas con las condiciones húmedas, mientras que Anomaloninae y Cremastinae muestran preferencia por las condiciones secas (Figura 35). Sin embargo, únicamente Orthocentrinae muestra una clara preferencia por las condiciones húmedas (Cuadro 10), presentando una abundancia significativamente mayor durante la época lluviosa. Se puede observar que la abundancia de Orthocentrinae disminuyó drásticamente desde inicios de 2015 (Figura 25C), año afectado por el fenómeno de El Niño (Anexo 2), y no logró recuperarse luego de este período. Asimismo, la subfamilia Campopleginae presenta un patrón parecido al de la subfamilia idiobionte Pimplinae, con una disminución en la abundancia desde 2015 y una recuperación de la misma a finales de 2016 (Figura 28C).

Por otro lado, la subfamilia Anomaloninae presenta una clara preferencia por las condiciones secas (Figura 35), y muestra un patrón contrario a las subfamilias anteriores, con un aumento considerable en la población desde inicios de 2015, año con bajos niveles de humedad debido al fenómeno de El Niño (Anexo 2), y con una disminución de la misma desde el inicio del período afectado por La Niña, a mediados de 2016 (Figura 31C). La subfamilia Cremastinae también mostró preferencia por las condiciones secas (Figura 35), y tuvo un aumento en la abundancia desde finales de 2014, hasta mediados de 2015, cuando la abundancia empezó a disminuir (Figura 34C).

En general, se puede observar que los patrones anuales de abundancia de los distintos grupos de Idiobiontes y Koinobiontes de la Isla Barro Colorado, presentan un comportamiento que varía independientemente del grupo ecológico al que pertenezcan. Tanto subfamilias de Idiobiontes como de Koinobiontes se ven afectados de una manera particular especialmente a la humedad, que a su vez se ve afectada por la presencia de los fenómenos climáticos de El Niño y la Niña. Los resultados indican que algunos grupos (i.e. Orthocentrinae) son más sensibles a los cambios drásticos de humedad (i.e. sequías), disminuyendo sus poblaciones casi por completo con la falta de precipitaciones, mientras que otros (i.e. Pimplinae) son capaces de resurgir rápidamente con el retorno de las condiciones adecuadas. Además, la presencia y abundancia de cada grupo a lo largo del año pueden verse afectados por factores no tomados en cuenta en esta investigación, como los hábitos de oviposición de los parasitoides (i.e. externa o interna), así como el tipo y comportamiento de los hospederos (Gaesch *et al.*, 1998; Shapiro y Pickering, 2000). Por lo tanto, se vuelve necesario realizar estudios más extensos con subfamilias, e incluso géneros y especies individuales para lograr comprender de una mejor manera el comportamiento de estos insectos parasitoides a lo largo del año en distintos tipos de hábitat, y el efecto de las variables climáticas sobre los mismos. Además, es importante seguir reuniendo datos para lograr comprender la relación de los fenómenos climáticos, con la disminución o aumento de las poblaciones de estos insectos.

7. CONCLUSIONES

- Se registra una mayor abundancia de idiobiontes ($n=6,460$) que de Koinobiontes ($n=4,120$), y una mayor riqueza de subfamilias de Koinobiontes (11 subfamilias) que de Idiobiontes (6 subfamilias) en la isla Barro Colorado de 2014 a 2017.
- Se reporta una mayor abundancia de idiobiontes y Koinobiontes durante la temporada seca de 2014 a 2017, en la isla Barro Colorado. Sin embargo, al evaluar las subfamilias de cada grupo de manera individual, se establece que la presencia de estas varía, ya que las subfamilias Pimplinae (i.e. idiobionte), Orthocentrinae y Campopleginae (i.e. Koinobiontes), están más relacionadas con la temporada lluviosa de los cuatro años estudiados.
- La abundancia de Idiobiontes fue significativamente mayor en el año 2015, el cual tuvo la presencia del fenómeno de El Niño. Asimismo, la abundancia de Koinobiontes fue significativamente mayor en los años 2014 (año normal) y 2015. Sin embargo, la riqueza de morfoespecies de ambos grupos fue mayor en el año 2014 (año normal), lo que indica que algunas especies pueden verse más afectadas por la presencia de este fenómeno climático que otras.

8. RECOMENDACIONES

- Se recomiendan los estudios a largo plazo (mayores a 4 años), con el fin de obtener resultados contundentes y cercanos a la realidad, para establecer patrones estacionales de Ichneumonidae idiobiontes y koinobiontes.
- En estudios posteriores, los años a elegir deben contemplar anomalías climáticas (i.e. Fenómeno de El Niño y de La Niña), con el fin de determinar su influencia sobre la estacionalidad de los grupos de Ichneumonidae idiobiontes y koinobiontes
- Realizar estudios de los posibles hospederos de Ichneumonidae, con el fin de llenar los vacíos encontrados en su estacionalidad.
- Se recomienda continuar con la colecta continua de Ichneumonidae, a largo plazo, en distintas localidades de Paramá, especialmente otros bosques tropicales de tierras bajas y bosques de tierras altas para obtener una mayor abundancia de grupos afines a estas condiciones de hábitat.

9. BIBLIOGRAFÍA

AGUIAR, A.P., DEANS, A.R., ENGEL, M.S., FORSHAGE, M., HUBER, J.T., JENNINGS, J.T., JOHNSON, N.F., LELEJ, A.S., LONGINO, J.T., LORHMANN, V., MIKO, I., OHL, M., RASMUSSEN, C., TAEGER, A. & KI, D.S. (2013). Order Hymenoptera. In Zhang-Z.-Q. (Ed) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda)*. *Zootaxa*, 3703, pp. 1-82

ASHKAN, M.; REIJO, J. (2008). Contribution to the knowledge of ichneumonid wasps of Iran. Subfamilies Ichneumoninae, Pimplinae and Diplazontinae (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Zeitschrift Für Entomologie* 29(22), pp. 293-320

BARONE, J. (1998). Effects of light availability and rainfall on leaf production in a moist tropical forest in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 14, pp. 309-321

CAPINERA, J. (2008) *The Encyclopedia of Entomology*. United States: Springer Science

CORONADO, J. (2009) Filogenia de avispas del género *Netelia* (Hymenoptera, Ichneumonidae) con énfasis en las especies costamarcenses. *Revista de Biología Tropical* 57(1), pp. 213-238

CRUZ, C., RAMÍREZ, A. (2012). Caracterización climática para los distritos de Panamá y San Miguelito, según los datos suministrados por la estación meteorológica Tocumen. Consultado el 14 de junio del 2017. https://www.hidromet.com.pa/documentos/caracterizacion_del_clima_en_el_distrito_de_panam.pdf.

EISENMANN, E. 1952. Annotated list of birds of Barro Colorado Island, Panama canal zone. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 117, pp. 1-12

GAASCH, C.; PICKERING, J., MOORE, C. (1998). Flight Phenology of Parasitic Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) in Georgia's Piedmont. *Community and Ecosystem Ecology* 27(3), pp. 11-15.

GARCÍA, F.; RAMÍREZ, M.; TORRES, R.; MANUEL, V.; RAMÍREZ, S. (2009). Agentes de control biológico de plagas de granos almacenados. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas* 8, pp. 49-56.

GAULD, I. (1988). Evolutionary patterns of host utilization by ichneumonoid parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae and Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 35, pp. 351-377.

GONZALES, L; CROZ, L. (2007) Vanabilidad espacial del afloramiento en el golfo de Panamá. *Tecnociencia* 9 (2), pp 107-119.

HANSON, P; GAULD, I. (2006). Hymenoptera de la región Neotropical *Memoirs of the American Entomological Intitufe* 77, pp. 1-994.

HANSON, P 1990 La sistemática aplicada al estudio de la biología de los parasitoides. Manejo integrado de plagas (Costa Rica). (15), pp. 53-66

INTA-INSTITUTO NACIONAL DE TECNOLOGÍA AGROPECUARIA (2018). Qué es El Fenómeno del Niño. Argentina Consultado en línea el 8 de junio del 2018 Disponible en: http://climayagua.inta.gob.ar/influencia_delenso_en_elclima

INM-INSTITUTO METEOROLÓGICO NACIONAL DE COSTA RICA (2017) El Niño- Oscilación del Sur (ENOS) Consultado en línea el 15 de junio del 2018. Disponible en: <https://www.imn.ac.cr/enos>

KHALAIM, A; HUMALA, A RUIZ, E, FIGUEROA, J (2017) Mexican species of *Cylloceria* Schødte (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cyllocerinae). *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 321(1), pp. 65–71

KINDT, R (2018). Package for Community Ecology and Suitability Analysis Package "BiodiversityR". <https://cran.r-project.org/web/packages/BiodiversityR/BiodiversityR.pdf>

LAGOS, E. (2014). Fluctuación poblacional y estacionalidad de Cerambycidae (Coleoptera) capturados de trampas malaise en Isla Barro Colorado Panamá y una revisión parcial del género *Colobathea* Tesis de maestría Universidad de Panamá

LÓPEZ, V; JIMÉNEZ, L; BLANCO, M; CANO, Z. (2009) Ecología de la comunidad de artrópodos asociada a *Muhlenbergia robusta* (Poaceae) Universidad Nacional Autónoma de México *Diversidad de hábitats y ecología de comunidades*, pp 441 -451.

MARTÍNEZ, N. (2010). Avispas parasitoides, intrincadas estrategias de reproducción Consultado el 11 de junio del 2017. Disponible en http://www.cienciorama.unam.mx/a/pdf/284_cienciorama.pdf

MAQUART, P; ROUSSE, P; NOORT, S (2015) Revision of the Afrotropical genus *Phorotrophus* Saussure, 1892 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Acaenitinae), with descriptions of eight new species *Afr. nat. history* (Online) vol.11.

MAUIR, P. (2017). Simple and Canonical Correspondence Analysis <https://cran.r-project.org/web/packages/anacor/anacor.pdf>

OKSANEN, J, BLANCHET, F. G, FRIENDLY, M, KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D, MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G L., SOLYMOS, P, STEVENS, M H, SZOECES, E., WAGNER, H. (2018). Community Ecology Package: Package "vegan". <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>

ONODY, C (2005). Estudio de los Campopleginae (Hymenoptera: Ichneumonidae) neotropicales con énfasis en la fauna de la Mata Atlántica, Brasil Universidad general de San Carlos. Centro de Ciencias Biológicas de Saúde. San Carlos, Brasil. p 3-5

ONODY H, LOFFREDO, A, PENTEADD, A. (2009) Notes on the Brazilian *Brachycyrtus* Kriechbaumer species (Hymenoptera, Ichneumonidae Brachycyrtinae). *Braz J. Biol*, 69(3), pp. 981-982.

PADRÓN, P. (2007). Mis blogs, ciencia, fotografía y bichos. Consultado el 11 de junio del 2017 Disponible en <http://sebastianpadron.blogspot.com/2013/07/invasores-de-cuerposichneumonidae.html?view=magazine>

PATON, S. (2016) Meteorological and Hydrological Summary for Barro Colorado Island. Smithsonian Tropical Research Institute.

PÉREZ, B, CORONADO, J, RUÍZ, E; SADIÉL, C; HORTA, J (2018). Variación estacional en la riqueza y abundancia de Ichneumonidae (Hymenoptera) en tres localidades del sur de Tamaulipas, México. *Entomología Mexicana* 3. pp 451-455

R CORE TEAM (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computer. The R Foundation for Statistical Computer Austria <https://www.R-project.org>

RÉGNIÈRE, J. (2009). Predicción de la distribución continental de insectos a partir de la fisiología de las especies Canadá. Consultado el 8 de junio del 2018. Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/011/i0670s/i0670s09.htm>

RODRÍGUEZ, A, BORDERA, S; SÁAKSJÄRVI, I. (2002). Checklist of Peruvian Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera) *Zootaxa* 2303, pp 1–44

RODRÍGUEZ, M; BECKAGE, N. (2006) Estrategias co-evolutivas de la interacción entre parasitoides y polidnavirus. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 48(1), pp. 31 – 43

ROUSSE, P, NOORT, S. (2013). Revision of the Afrotropical Lyconninae (Ichneumonidae, Hymenoptera) with description of a new species from South Africa *Zootaxa* 3666 (2), pp 252–266

RUÍZ, E. (2010). Ichneumonidae (Hymenoptera) del Estado de Tamaulipas, México. Serie Avispas Parasíticas de Plagas y otros Insectos No. 6 Editorial Planea. México pp 194

RUIZ, E. (2015) La Familia Ichneumonidae (Hymenoptera) en México. Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Tamaulipas, México. *Entomología Mexicana* Vol. 2: 1-13

RUIZ, E, DMITRI R. (2000) Una nueva especie del género *Xorides* Latreille (Hymenoptera: Ichneumonidae) del estado de Tamaulipas, México. Centro de Investigación UAM, Universidad Autónoma de Tamaulipas Volumen 80. p 1-3

RUIZ, E; RAFALEVICH, D, GONZALES, A, IVANOVICH, A, CORONADO, J (2014) Biodiversidad de Ichneumonidae (Hymenoptera) en México. *Revista mexicana de biodiversidad* Volumen 65: p 385- 391

RUÍZ E; CORONADO, J, IVANOVICH, A; TOLEDO, V; FLORES, A, TOVAR, E; GARCÍA, J (2012). Ichneumonidae (Hymenoptera) en el control natural y biológico de insectos en México Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México p 248

SHAPIRO, B; PICKERING, J. (2000). Rainfall and parasitic wasp (Hymenoptera Ichneumonoidea) activity in successional forest stages at Barro Colorado Nature Monument,

Panama, and Selva Biological Station, Costa Rica. Institute of Ecology, University of Georgia Athens. *Agricultural and forest Entomology* (2), pp 39-47

SHARKEY, J. (2007). Phylogeny and Classification of Hymenoptera. *Zootaxa* (1668), pp 521-548

VARGA, A. (2014) A review of the genus *Xorides* Latreille, 1809 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Xoridinae) in the Ukrainian Carpathians. *Journal of Insect Biodiversity* 2(7), pp 1-9

VEIJALAINEN, A, SAAKSJARVI, I; TUOMISTO, G, BORDERA, S; JUSSILA, R. (2014). Altitudinal trends in species richness and diversity of Mesoamerican parasitoid wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Insect Conservation and Diversity* (7), pp 496–507.

WAHL, B ; GAULD, D. (1998) The cladistics and higher classification of the Pimpliformes (Hymenoptera Ichneumonidae). *Systematic Entomology* 23, pp 265-298.

WUERTZ, D. (2017). Rmetrics-Financial Time Series Object Package "timeSeries". <https://cran.r-project.org/web/packages/timeSeries/timeSeries.pdf>

YU, DS. (2014). Home of Ichneumonoidea Consultado el 9 de junio de 2017 disponible en línea <http://www.taxapad.com>.

POWELL, J Y LOGAN, J. (2005) Insect Seasonality: Circle Map Analysis of Temperature-Driven Life Cycles. Consultado el 20 de marzo del 2018. Disponible en: http://www.usu.edu/beetle/documents2/2005Powell%20Logan_Insect%20Seasonality.pdf

WOLDA, H & F. W FISK. (1981) Seasonality of tropical insects II Blataria in Panama. *Journal of Animal Ecology* 50 827838

ZAMBRANO, E. (1986) El fenómeno del Niño y oscilación sur (ENSO). *Acta Oceanográfica del Pacífico*.3:195-203.

ANEXOS

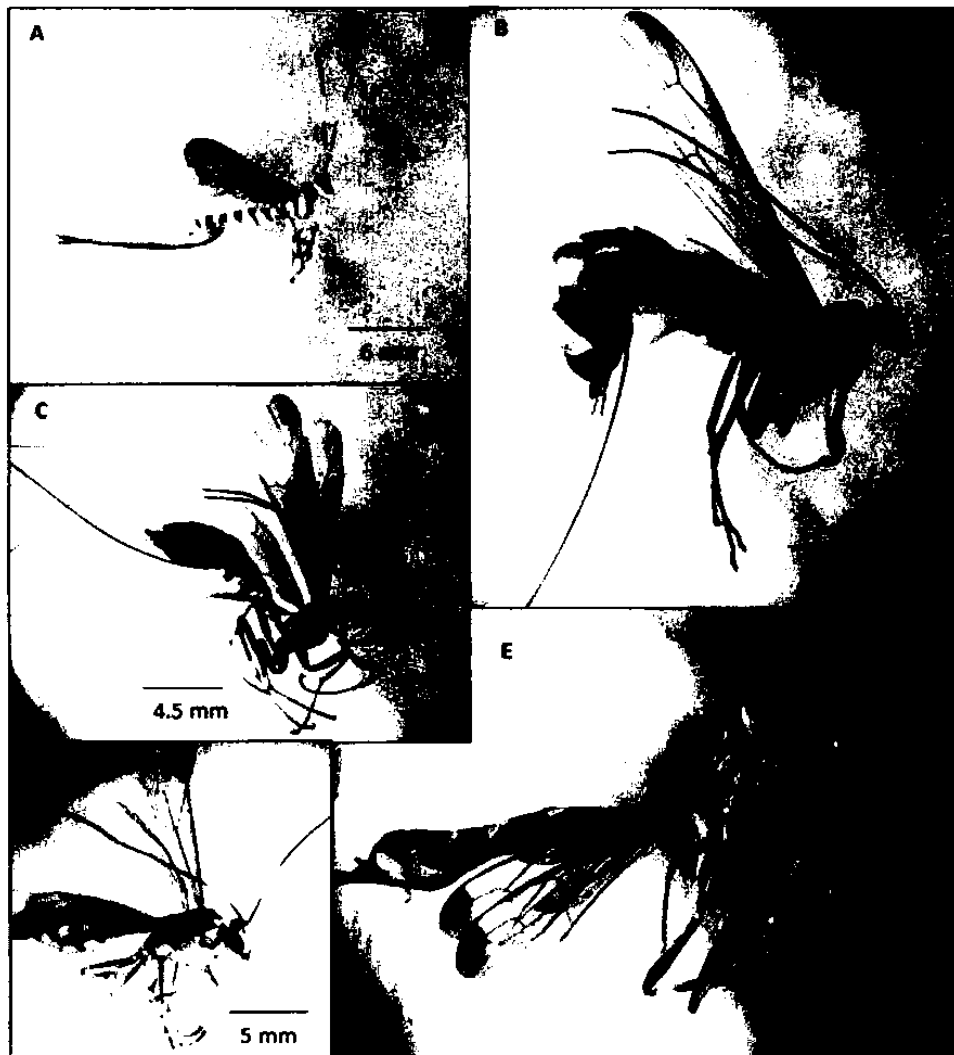
ANEXO 1. Presencia de los fenómenos de El Niño y La Niña de 2014 a 2017. Las temporadas afectadas por El Niño se presentan en amarillo, las temporadas afectadas por La Niña en verde, y las temporadas sin la presencia de estos fenómenos en blanco (con datos de Climate Prediction Center, 2018).

Índice trimestral	2014	2015	2016	2017
DEF	-0.4	0.6	2.5	-0.3
EFM	-0.4	0.6	2.2	-0.1
FMA	-0.2	0.6	1.7	0.1
MAM	0.1	0.8	1.0	0.3
AMJ	0.3	1.0	0.5	0.4
MJJ	0.2	1.2	0.0	0.4
JJA	0.1	1.5	-0.3	0.2
JAS	0.0	1.8	-0.6	-0.1
ASO	0.2	2.1	-0.7	-0.4
SON	0.4	2.4	-0.7	-0.7
OND	0.6	2.5	-0.7	-0.9
NDE	0.7	2.6	-0.6	-1.0

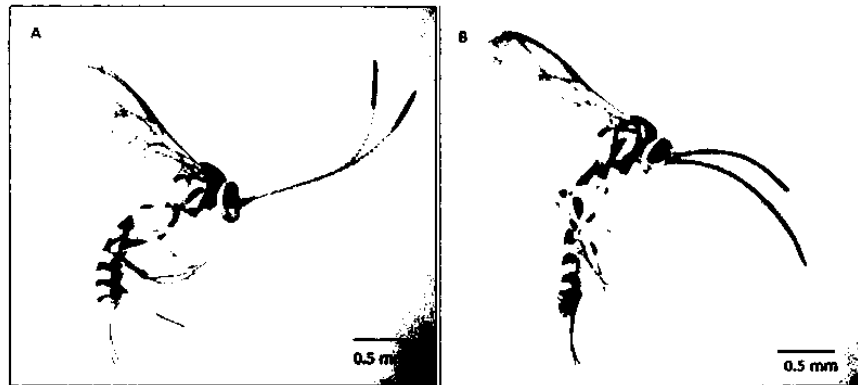
ANEXO 2. Cuadro simplificado de la presencia de los fenómenos de El Niño y La Niña durante los años de estudio (i.e. 2014-2017) y dos años previos. La temporada seca corresponde a los meses de diciembre a mayo, y la temporada lluviosa corresponde a los meses de junio a noviembre (ver texto). Las temporadas afectadas por El Niño se presentan en amarillo, las temporadas afectadas por La Niña en verde, y las temporadas sin la presencia de estos fenómenos en blanco (con datos de Climate Prediction Center, 2018).

AÑO	TEMPORADA SECA	TEMPORADA LLUVIOSA
2012	La Niña	Normal
2013	Normal	Normal
2014	Normal	El Niño
2015	El Niño	El Niño
2016	El Niño	La Niña
2017	Normal	La Niña

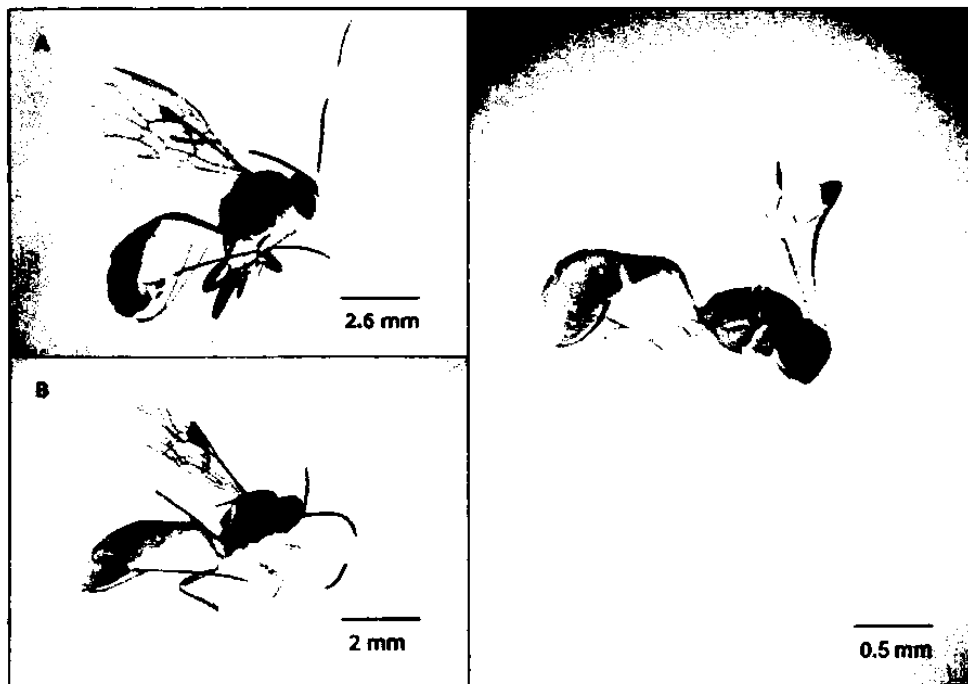
ANEXO 3. Morfoespecies de Rhyssinae (Idiobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Rhyssinae sp.1, (B) Rhyssinae sp.2, (C) Rhyssinae sp.4, (D) Rhyssinae sp.5, (E) Rhyssinae sp.3.



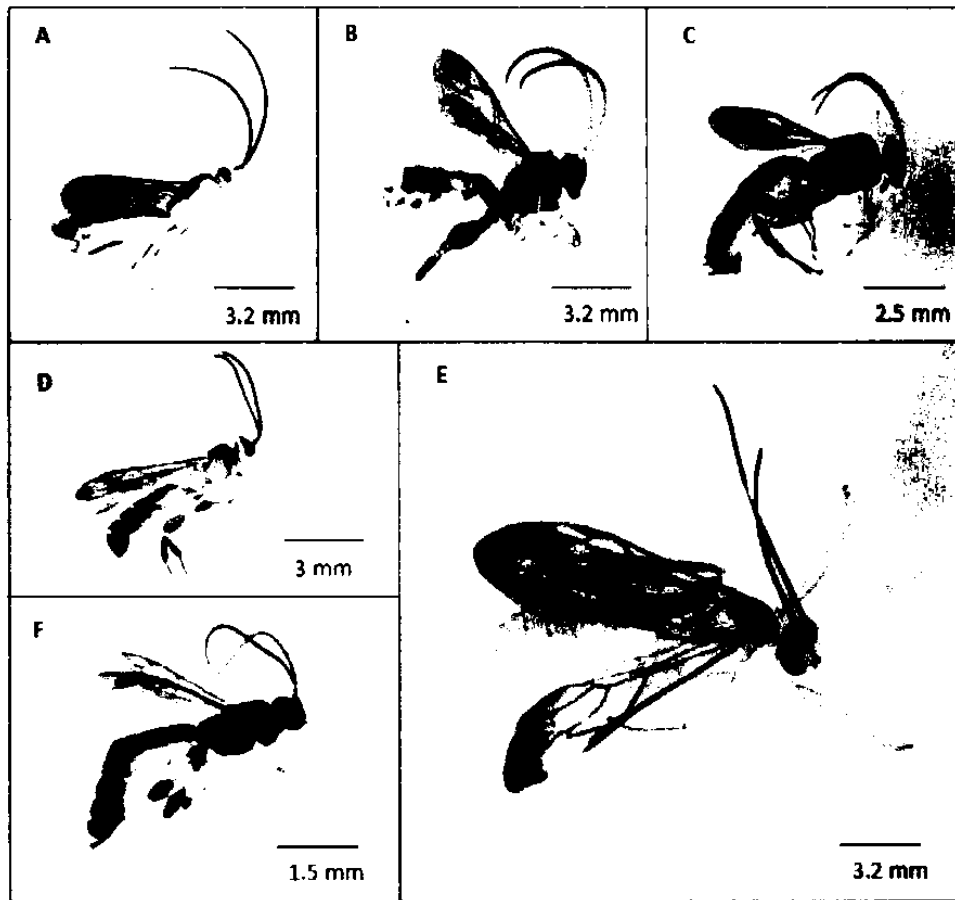
ANEXO 4. Morfoespecies de Brachycyrtinae (Idiobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Brachycyrtinae sp.1, (B) Brachycyrtinae sp.2.



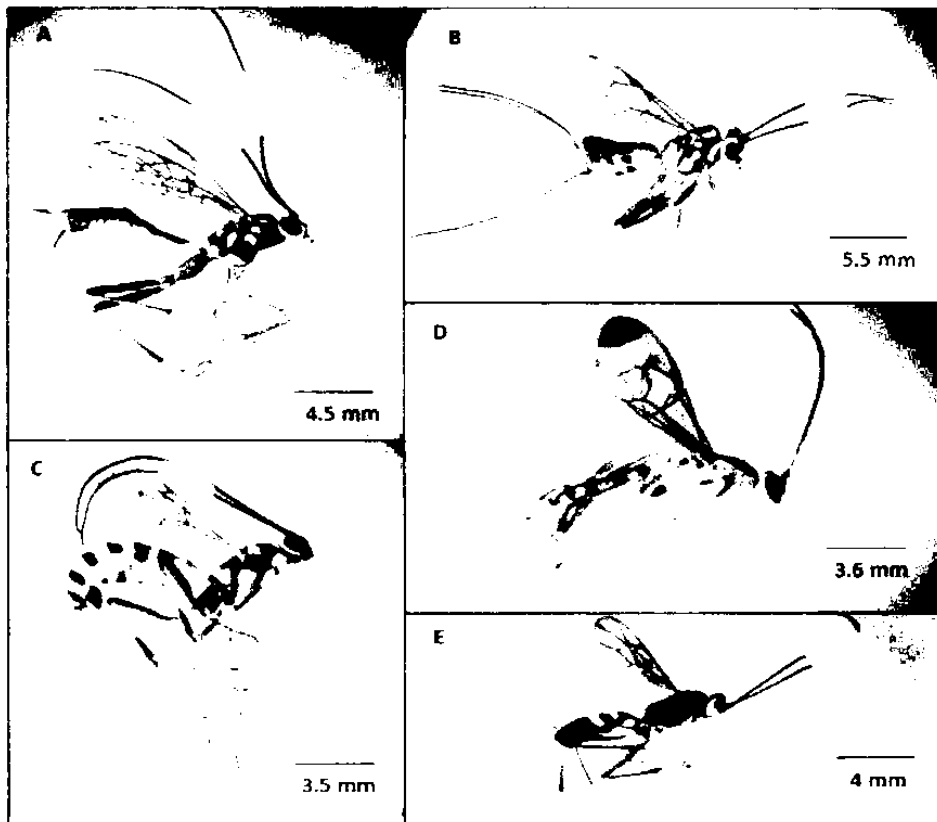
ANEXO 5. Morfoespecies de Tersilochinae (Koinobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Tersilochinae sp.1, (B) Tersilochinae sp.2, (C) Tersilochinae sp.3



ANEXO 6. Morfoespecies de Metopiinae (Koinobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Metopiinae sp.1, (B) Metopiinae sp.2, (C) Metopiinae sp.3. (D) Metopiinae sp.5, (E) Metopiinae sp.4, (F) Metopiinae sp.6



ANEXO 7. Morfoespecies de Banchinae (Koinobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Banchinae sp.1, (B) Banchinae sp.2, (C) Banchinae sp.3, (D) Banchinae sp.4, (E) Banchinae sp.5



ANEXO 7. Morfoespecies de Mesochorinae (Koinobiontes), capturadas en Isla Barro Colorado durante los años 2014-2017. (A) Mesochorinae sp.1, (B) Mesochorinae sp.2, (C) Mesochorinae sp.3, (D) Mesochorinae sp.4, (E) Mesochorinae sp.5.

