



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO**

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA:

Adaptación ecológica y fisiológica de insectos depredadores (Coleoptera, Carabidae) a ambientes periglaciares, para estimar el efecto del cambio climático en los Andes de Ecuador

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magíster en Biodiversidad y Cambio Climático

Autor: Washington Alfredo Pruna Cordones

Tutor: M.Sc. Álvaro Rodrigo Barragán Yáñez

QUITO – ECUADOR

2022

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN
ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TITULACIÓN**

Yo, Washington Alfredo Pruna Cordones, declaro ser autor del Trabajo de Investigación con el nombre “Adaptación ecológica y fisiológica de insectos depredadores (Coleoptera, Carabidae) a ambientes periglaciares, para estimar el efecto del cambio climático en los Andes de Ecuador”, como requisito para optar al grado de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático y autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios.

La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo acepto, que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito, a los 12 días del mes de octubre de 2022, firmo conforme:

Firma:

Autor: Washington Alfredo Pruna Cordones

Número de Cédula: 0503773012

Dirección: Caamaño y Arteta y Calle D

Correo electrónico: washipc@hotmail.com

APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación “Adaptación ecológica y fisiológica de insectos depredadores (Coleoptera, Carabidae) a ambientes periglaciares, para estimar el efecto del cambio climático en los Andes de Ecuador” presentado por Washington Alfredo Pruna Cordones, para optar por el grado de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático,

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Quito, 12 de octubre del 2022

.....
M.Sc. Barragán Yáñez Álvaro Rodrigo
C.I. 1711585511

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor

Quito, 12 de octubre del 2022

.....
Pruna Cordones Washington Alfredo
C.I. 0503773012

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación, ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: “Adaptación ecológica y fisiológica de insectos depredadores (Coleoptera, Carabidae) a ambientes periglaciares, para estimar el efecto del cambio climático en los Andes de Ecuador”, previo a la obtención del Título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

.....
Ph.D. David Andrés Donoso Vargas
PRESIDENTE DEL TRIBUNAL

.....
Ph.D. Mónica Isabel Páez Vacas
VOCAL

.....
M.Sc. Álvaro Rodrigo Barragán Yáñez
VOCAL

DEDICATORIA

Esta tesis va dedicada a mi familia y a las personas que me impulsaron a cursar esta maestría. Fue muy importante el apoyo brindado por cada uno de ellos en las diferentes etapas de la misma. Además, para mi fue muy importante el incentivo, la ayuda y el apoyo brindado por mis mentores, Álvaro Barragán y Pierre Moret.

AGRADECIMIENTO

Agradezco al IRD por financiar esta investigación, dentro del Proyecto “Life without Ice”. Al laboratorio de Entomología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, quien facilitó tanto la infraestructura, la logística y la parte intelectual para poder cumplir con la investigación.

Por otra parte, agradezco a las personas que me asistieron en las salidas de campo, Carolina Vasconez, Eduardo Atiencia, Josue Franco, Santiago Palacios. Por último, agradezco la colaboración de Carlos Carpio en la parte estadística.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR.....	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD.....	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL.....	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTO.....	vii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	x
ÍNDICE DE GRÁFICOS	xi
RESUMEN EJECUTIVO	xii
ABSTRACT	xiii
INTRODUCCIÓN	1
Justificación.....	3
Planteamiento del problema	4
OBJETIVOS	5
Objetivo General	5
Objetivos específicos.....	5
MARCO TEÓRICO.....	6
Definiciones	6
Ecuador, Andes, Páramos.....	6
Coleoptera, Escarabajos, Carabidae	6
Límites fisiológicos	6
Desecación, pérdida de agua corporal	7
Tolerancia térmica, Máximo térmico crítico (CT_{max} - Critical thermal maximum) y Mínimo térmico crítico (CT_{min} - Critical thermal minimum)	7
DISEÑO METODOLÓGICO.....	8
Línea de investigación.....	8
Área de estudio	8
Especies de estudio.....	8

Levantamiento de datos.....	8
Fase de campo.....	8
Fase laboratorio.....	9
Análisis de datos.....	10
RESULTADOS.....	12
DESECACIÓN.....	12
TOLERANCIA TÉRMICA.....	17
Temperaturas bajas (CT_{\min}).....	17
Temperaturas altas (CT_{\max}).....	18
DISCUSIÓN	22
DESECACIÓN.....	22
TOLERANCIA TÉRMICA.....	24
CONCLUSIONES	26
RECOMENDACIONES	27
Referencias Bibliográficas	28
ANEXOS.....	33

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies de estudio, detallando el lugar donde se colectaron, la abundancia que se obtuvo de cada especie, la altitud a la que fue colectada, y su especialización.	9
Tabla 2. Prueba de Kruskal Wallis de la variable porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento, de las especies de Carabidae.....	15
Tabla 3. Separación de medianas del porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento de las especies de Carabidae.	15
Tabla 4. ANOVA del porcentaje de pérdida de agua debido a la desecación antes de que presenten una actividad lenta las especies de Carabidae estudiadas	16
Tabla 5. Prueba de Kruskal Wallis para la variable tolerancia a las temperaturas bajas (T-baja) de las especies de Carabidae.	17
Tabla 6. Separación de medianas de la tolerancia a temperaturas bajas de las especies de Carabidae.....	17
Tabla 7. Prueba de Kruskal Wallis para la variable tolerancia a temperaturas altas (T-alta) de las especies de Carabidae.	18
Tabla 8. Separación de medianas de la tolerancia a las altas temperaturas de las especies de Carabidae.....	18

ÍNDICE DE GRÁFICOS

- Figura 1. Porcentaje de pérdida de agua corporal a las 12 horas de experimento, en cada una de las especies, la diferencia es significativa ($p < 0,0001$). Bajo cada barra de cada especie se puede observar la letra a la que se la agrupa estadísticamente, diferenciándolo de las otras especies. 12
- Figura 2. Porcentaje mínimo de Pérdida Crítica de Agua necesaria para que las especies empiecen a verse afectadas en su motricidad. Estadísticamente las diferencias no son significativas ($p = 0,4936$). Los boxplots van de izquierda a derecha desde las especies higrófilas, generalistas, hasta las xerófilas. 13
- Figura 3. Supervivencia y nivel de actividad en las diferentes especies a las 28 horas de experimento (final del experimento). Se detalla el número de individuos que presentan los diferentes niveles de actividad y la supervivencia. Se utilizó estadística descriptiva. 14
- Figura 4. Boxplots del CT_{min} y CT_{max} de cada especie. Estadísticamente la diferencia es significativa ($p < 0,0001$), para CT_{min} y CT_{max} . Las letras señalan la agrupación de especies que se parecen estadísticamente. 19
- Figura 5. A. Límite de distribución inferior y superior de cada especie de estudio (a partir de Moret, 2005). B. Regresión lineal para CT_{max} en relación al límite altitudinal bajo de cada especie. C. Regresión lineal para CT_{min} en relación al límite altitudinal más alto de cada especie. 20

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA: Adaptación ecológica y fisiológica de insectos depredadores (Coleoptera, Carabidae) a ambientes periglaciares, para estimar el efecto del cambio climático en los Andes de Ecuador

AUTOR: Washington Pruna

TUTOR: M.Sc. Álvaro Barragán

RESUMEN EJECUTIVO

En Ecuador el páramo es un ecosistema de altura, entre 3000 a 5000 msnm en donde puede haber la presencia de glaciares en las montañas. Tiene condiciones ambientales extremas debido a la altitud. Existe mucha nubosidad causando humedad ambiental alta, las temperaturas en las noches son bajas, pudiendo ser bajo 0 °C y en el día tener temperaturas sobre 18 °C. El páramo presta servicios ambientales, como proveer agua, ser reservorio de CO₂, y poseer mucha biodiversidad. Todas estas características, hacen que este ecosistema sea sensible a los cambios ambientales, y pueda verse afectado por el cambio climático, a nivel de servicios ambientales y su biodiversidad. Por esto, es importante conocer respuestas de organismos ectotermos que habitan en el páramo frente a cambios ambientales. Se trabajó con siete especies de Carabidae, considerados bioindicadores. Se experimentó con especies higrófilas (*Dyscolus arauzae*, *D. diopsis*, *Paratrechus boussingaulti*) que viven en lugares muy húmedos, con generalistas (*D. oreas*, *D. rotundiceps* y *D. alpinus*), y con xerófilas (*Blennidus liodes*) que viven en áreas áridas. Se realizaron experimentos de tolerancia térmica y resistencia a la desecación. En cuanto a la tolerancia térmica, se encontró que las especies tuvieron un CT_{min} entre -2 °C a 3 °C. En cuanto al CT_{max} las especies toleraron hasta los 34 °C y no se encontró una diferencia marcada entre las especies. Por otro lado, las especies xerófilas no tuvieron problemas con de desecación; mientras que las especies higrófilas se vieron afectadas evidenciado porque individuos murieron en los experimentos. Perder alrededor del 20% del agua corporal, afectó la motricidad de las especies. Estos resultados sugieren que en el futuro las especies higrófilas son las más vulnerables al cambio climático. Además, con el aumento de la temperatura, las especies pueden ascender altitudinalmente, siendo el CT_{min} el que determina el límite altitudinal de las especies.

DESCRIPTORES: Carabidae, Límites fisiológicos, Resistencia a desecación, Tolerancia térmica.

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCIÓN DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

THEME: Ecological and physiological adaptation of predatory insects (Coleoptera, Carabidae) to periglacial environments to estimate the effect of climate change in the Ecuador Andes

AUTHOR: Washington Pruna

TUTOR: M.Sc. Álvaro Barragán

ABSTRACT

In Ecuador, the páramo is a high-altitude ecosystem, between 3000 to 5000 meters above sea level where there may be the presence of glaciers in the mountains. It has extreme environmental conditions due to the altitude. There is a lot of cloudiness causing high humidity, temperatures at night are low and can be below 0 °C and during the day temperatures can be over 18 °C. The highland provides environmental services, such as providing water, being a CO₂ reservoir, and possessing a great deal of biodiversity. All these characteristics make this ecosystem sensitive to environmental changes and could be affected by climate change in terms of environmental services and biodiversity. For this reason, it is important to know the responses of ectotherm organisms that inhabit the highland to environmental changes. We worked with seven species of Carabidae, considered bioindicators. We experimented with hygrophilous species (*Dyscolus arauzae*, *D. diopsis*, *Paratrechus boussingaulti*) that live in very humid places, with generalists (*D. oreas*, *D. rotundiceps* and *D. alpinus*), and with xerophytes (*Blennidus liodes*) that live in arid areas. Thermal tolerance and desiccation resistance experiments were carried out. Regarding thermal tolerance, it was found that the species had a CT_{min} between -2 °C to 3 °C. As for the CT_{max} the species tolerated up to 34 °C and no marked difference was found between species. On the other hand, xerophilic species had no problems with desiccation, while hygrophilic species were affected, as evidenced some individuals died in the experiments. Losing about 20% of body water affected the motility of the species. These results suggest that hygrophilous species are the most vulnerable to climate change in the future. In addition, with increasing temperature, species may ascend altitudinally, with the CT_{min} determining the altitudinal limit of the species.

KEYWORDS: Carabid, Physiological limits, Desiccation resistance, Thermal tolerance.

INTRODUCCIÓN

En Sur América el páramo es un ecosistema que se encuentran en la Cordillera de los Andes en una altitud de entre los 3000 a 5000 msnm (Luteyn et al., 1999). Se diferencian algunas zonas de vegetación, entre ellas el páramo de pajonal y el superpáramo (Luteyn et al., 1999). El páramo de pajonal se encuentra entre los 3500 a 4400 msnm, aquí la vegetación es continua y cubre generalmente el 100% de la superficie, predomina el pajonal (Luteyn et al., 1999). El superpáramo es una zona entre los 4500 a 4800 msnm, en donde la vegetación crece en un área rocosa y no cubre la totalidad del suelo (Luteyn et al., 1999; Sklenář & Balslev, 2005).

El páramo tiene condiciones ambientales muy difíciles, existe una gran variación de la temperatura a lo largo del día, la nubosidad es muy alta y por ende existe mucha humedad, y altas cantidades de precipitaciones (Cleef, 2008; Luteyn et al., 1999; Sklenář & Balslev, 2005). La variación de la temperatura a lo largo del día puede ser alta, teniendo días calurosos y noches muy frías descendiendo hasta temperaturas -0°C (Buytaert et al., 2011; Luteyn et al., 1999). Por la altura a la que se encuentra este ecosistema, se tiene mucha nubosidad, lo que causa una gran cantidad de humedad en el ambiente, y esto ayuda a que exista mucho agua en este ecosistema (Cleef, 2008). Las temperaturas altas en el día, la gran cantidad de humedad en el ambiente, hace que haya alta condensación y se produzca mucha precipitación a lo largo del año (Cleef, 2008; Luteyn et al., 1999).

Los páramos brinda muchos servicios ecosistémicos a la población de las regiones altas, principalmente la de la absorción del CO_2 y el abastecimiento de agua (Díaz-Granados et al., 2005; Rojas, 2011). Estudios demuestran que el páramo puede almacenar más CO_2 que las selvas tropicales por metro cuadrado (Ayala et al., 2014; Hofstede, 2002). El agua que provee viene tanto de los glaciares de muchas montañas, de los humedales y principalmente por la cantidad de humedad que hay en este ecosistema (Peyre et al., 2018). Además, en cuanto a biodiversidad el páramo es considerado un hotspot de evolución rápida y reciente de flora, por este motivo tiene un alto grado de endemismo en cuanto a plantas, y también presenta una gran diversidad de fauna (Luteyn et al., 1999; Madriñán et al., 2013; Peyre et al., 2018; Sklenář et al., 2013).

Existen varias amenazas para el ecosistema páramo y su biodiversidad, entre ellas está el cambio de uso de suelo para agricultura y ganadería, y principalmente el cambio climático (Buytaert et al., 2011; Ramsay & Oxley, 1996). El cambio climático está causando la pérdida de los glaciares, se muestra el retroceso de los mismos en montañas como el Antisana y el Carihuairazo, y se prevé que estos glaciares disminuyan o desaparezcan para el final de este siglo (Cáceres, 2015; Cuesta et al., 2019). Habrán cambios tanto en la temperatura, como en la humedad de este ecosistema, lo que afectará directamente a la biodiversidad de las especies que actualmente habitan allí (Buytaert et al., 2011). Los pajonales serán reemplazados

progresivamente por el bosque andino, y la dinámica hídrica va a cambiar, convirtiéndolos en ecosistemas con menos humedad (Buytaert et al., 2006; Tovar et al., 2013). Muchas especies de animales y plantas son sensibles a los cambios ambientales, de temperatura y humedad ambiental, los cambios que se preveen conducirán a la extinción o desplazamiento de varias especies (Buytaert et al., 2011; Kelly & Goulden, 2008; Moret et al., 2016, 2021).

Para conocer las respuestas de los organismos al cambio climático, se realizan estudios en ectotermos sobre tolerancia térmica y resistencia a la desecación (Bujan et al., 2016, 2020; Roeder et al., 2021; Slatyer & Schoville, 2016). En estos estudios principalmente se basan en probar las diferentes hipótesis tanto para tolerancia térmica como para resistencia a desecación. Para tolerancia térmica se tiene la hipótesis que los insectos van a tener una tolerancia en relación al gradiente altitudinal, es así, que los de mayor altitud van a tolerar más el frío y los de zonas bajas más el calor (Gaston & Chown, 1999; Roeder et al., 2021). Otra es la hipótesis de Brett, la cual dice que la tolerancia al frío aumenta, mientras que la tolerancia al calor es similar en el gradiente altitudinal (Brett, 1956). Las temperaturas extremas (CT_{min} y CT_{max}) son las que están relacionadas con la distribución de las especies (Klockmann et al., 2016). En cuanto a la resistencia a la desecación se trabaja con la hipótesis de que los organismos que viven en lugares áridos presentan mayor resistencia a la desecación y pierden agua más lento que sus contrapartes (Bujan et al., 2016). Además, por la relación superficie/volumen, los insectos más pequeños tienen menor resistencia a la desecación en comparación con los grandes (Bujan et al., 2016).

En los estudios realizados sobre tolerancia térmica y resistencia a la desecación, se ha podido evidenciar que de acuerdo al gradiente altitudinal y a los organismos de experimentación los resultados van a variar. Es así que en insectos de altura se puede ver que existen diferentes adaptaciones ecológicas, como especialización higrófila, dependiendo de zonas húmedas para poder evitar la desecación, mientras que los xerófilos tienen adaptaciones fisiológicas como menor transpiración cuticular para evitar la desecación (Addo-Bediako et al., 2001; Slatyer & Schoville, 2016). El límite térmico inferior es el que determina la distribución altitudinal de las especies de altura, siendo así que el CT_{min} es más variable en el gradiente altitudinal y el CT_{max} no presenta mayores variaciones a lo largo del gradiente (Gaston & Chown, 1999; Roeder et al., 2021; Slatyer & Schoville, 2016; Terblanche et al., 2005). Por otro lado, en experimentos en altitudes bajas, es el CT_{max} que determina la posible supervivencia y adaptación de una especie frente al cambio climático (Bujan et al., 2016, 2020; Roeder et al., 2021). Además, se ha visto que el CT_{max} tiene una relación inversa con la resistencia a la desecación (Bujan et al., 2016). Ver estos resultados, sugiere que se sigan realizando experimentos fisiológicos con diferentes especies de organismos ectotermos.

Los escarabajos Carabidae son considerados bioindicadores de las alteraciones del medio ambiente por su sensibilidad a pequeños cambios de las variables abióticas y bióticas y por su facilidad de muestreo (Avgin & Luff, 2010; Rainio & Niemelä, 2003; Gobbi et al., 2018). Los Carabidae presentan especialización ecológica, como especies

estenotópicas, especies higrófilas, generalistas y xerófilas, actividad nocturna, etc. (Moret, 2005). Un gran número de especies son estenotópicas, teniendo una muy baja adaptabilidad a cambios ambientales, son microendémicas de hábitats húmedos del páramo (Moret, 2005). Se tienen especies higrófilas que dependen de cuerpos de agua o hábitats muy húmedos para su supervivencia, especies generalistas que pueden depender o no de hábitats húmedos y especies xerófilas, que se han adaptado a lugares áridos y sobreviven bajo esas condiciones (Moret, 2005). Otras de sus especializaciones es que tienen actividad nocturna y viven bajo piedras y dentro del pajonal en el día, para evitar la desecación y ser presas de los depredadores (Moret, 2005).

Justificación

Los efectos del cambio climático en el páramo que suceden ahora y se agudizarán en el futuro harán que este ecosistema y toda su dinámica cambien (Buytaert et al., 2011). El aumento de la temperatura provoca que especies cambien su distribución a nivel altitudinal, otras que están en lugares extremos posiblemente se extingan, y muy pocas se adaptarán a estos cambios ambientales (Buytaert et al., 2011; Kelly & Goulden, 2008; Moret et al., 2016). La humedad del ambiente y la dinámica hídrica se verá afectada, efecto del cambio del régimen de precipitaciones y derretimiento de los glaciares, provocando tiempos de sequía más prolongados, lo que puede poner en riesgo por el aumento de incendios, y pérdida de biodiversidad (Buytaert et al., 2011; Cuesta et al., 2019; Vargas-Ríos, 2013). El derretimiento de los glaciares es evidente, y esto contribuye al cambio de la hidrología del páramo, afectará tanto en el abastecimiento de agua a la población, y la pérdida de ríos de glaciar, y con ellos la biodiversidad que depende de aquellos (Buytaert et al., 2011; Cuesta et al., 2019). Además, los cambios en la temperatura y humedad, aceleran las tasas de descomposición de la materia orgánica, dejando el páramo de ser reservorio a un emisor de CO₂ atmosférico (Ayala et al., 2014).

Los efectos del cambio climático además de afectar los factores ambientales, afectará la biodiversidad del páramo (Buytaert et al., 2011), por este motivo es importante generar información para poder conocer las respuestas de los diferentes organismos ante los diferentes efectos. Es importante estudiar organismos ectotérmicos, ya que dependen de las condiciones ambientales para su supervivencia (Buckley et al., 2013). La familia de insectos Carabidae tiene presente la mayoría de especies microendémicas en los superpáramos, en donde existen condiciones extremas (Moret, 2005). Hay presencia de especies higrófilas, con las cuales se puede evaluar su capacidad de adaptarse al cambio climático, principalmente al aumento de la temperatura y la disminución de la humedad. Con los datos que se obtengan se podrá saber si estas especies están amenazadas o no, y poder generar información científica para estas zonas.

Este estudio sobre la adaptación al cambio climático en organismos bioindicadores, contribuirá con información que permita al gobierno tomar decisiones basadas en datos científicos. Demostrará científicamente como afectará la pérdida de la cantidad de agua, la alteración de la dinámica hídrica, a las especies que habitan el ecosistema de páramo. Esta investigación se ajusta a la Estrategia Nacional frente al Cambio Climático, puesto a que en esta estrategia una de las líneas a acción es la “Generación de Información”. Con la información que se obtenga, se puede contribuir en los planes de Adaptación al cambio climático, en el sector del Patrimonio Natural, además que ayudará a entender los impactos que van a sufrir los ecosistemas naturales.

Planteamiento del problema

Se prevé que en pocos años, por efecto del cambio climático (CC), los glaciares en Ecuador disminuyan su superficie y desaparezcan como es el caso del Carihuairazo y los Ilinizas (Cáceres, 2010; ElUniverso, 2017). En Carihuairazo se prevee que el glaciar desaparezca por completo alrededor del 2023-2025 y en el Antisana que la mayoría desaparezca hasta finales del siglo XXI (Cáceres, 2015; Cuesta et al., 2019; ElUniverso, 2017; Moret et al., 2020). En el Antisana uno de los glaciares más estudiados es el 15, en el que se realizan mediciones de la superficie de sus lenguas desde el año 1956, en donde se puede evidenciar su retroceso (Basantes-Serrano et al., 2016; Maisincho et al., 2005). En el glaciar 15 se pudo evidenciar que hubo un retroceso del 35.9% desde 1956 hasta el 2005, es así que paso de 967638 m² a 620001 m² (Maisincho et al., 2005). Estudios sugieren que con el aumento de la temperatura, hasta finales de este siglo, va a desaparecer en su mayoría el glaciar del Antisana, dando forma a un nuevo paisaje, en el cual se prevé que se crearán nuevas lagunas y se secarán las existentes en áreas más bajas (Cuesta et al., 2019).

Consecuencias del cambio del paisaje por pérdida del glaciar, son el cambio en la dinámica hídrica, y un recambio en las especies y comunidades sobre todo en su distribución altitudinal (Buytaert et al., 2011; Cuesta et al., 2019; Moret et al., 2016). Existe evidencia que las especies para adaptarse al aumento de temperatura por el cambio climático, para encontrar un nicho apto para sobrevivir, cambian su distribución a nivel altitudinal (Cuesta et al., 2008; Delgado & Suárez-Duque, 2009; Kelly & Goulden, 2008; Moret et al., 2016; Santaella, 2013). Especies que no logran encontrar un nuevo nicho, tienen la tendencia a desaparecer en los próximos años (Buytaert et al., 2011; Malcolm et al., 2006). Los efectos del cambio climático van a suceder en las diferentes especies, y para esto es necesario saber cuales son las vulnerables a estas amenazas. Para conocer como las especies van a responder ante el cambio climático, es necesario estudiar la fisiología de los diferentes organismos. Realizar estudios de tolerancia térmica y resistencia a la desecación de organismos ectotermos, puede generar una idea clara de las respuestas a los cambios de los factores ambientales como la temperatura y la humedad del ambiente.

OBJETIVOS

Objetivo General

Determinar las respuestas fisiológicas a la humedad y temperatura en siete especies de Carabidae de páramos de pajonal y superpáramo.

Objetivos específicos

1. Determinar la resistencia a la desecación de las especies de Carabidae.
2. Determinar la tolerancia térmica mínima (CT_{min}) y máxima (CT_{max}) de las especies de Carabidae.
3. Correlacionar los resultados con la altura.

CAPÍTULO I

MARCO TEÓRICO

Definiciones

Ecuador, Andes, Páramos

Ecuador, país ubicado en la zona neotropical, es un país de sur América, que se encuentra limitado al norte por Colombia, en el este y sur por Perú, y oeste por el Océano Pacífico. Este país presenta una gran cantidad de ecosistemas porque por el atraviesa la Cordillera de los Andes. La Cordillera de los Andes que atravieza Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, tiene montañas con alturas superiores a los 5000 msnm, en las mismas se encuentra el ecosistema Páramo (Luteyn et al., 1999; Peyre et al., 2018). Se lo encuentra sobre la línea de los Bosques Montanos en alturas entre los 3000 a 3500 msns, el mismo que limita en muchos casos con las nieves perpetuas de algunas montañas en alturas superiores a 5000 msnm (Cleef, 1981; Luteyn et al., 1999). El clima del páramo es generalmente frío y húmedo, aunque a lo largo del día las temperaturas varían, entre días calurosos y noches frías (Ramsay, 2001; Terneus, 2001). La humedad del páramo es alta, con un promedio de 70-85% de humedad relativa, constantemente la humedad esta presente en forma de nubes, lluvia y neblina (Luteyn et al., 1999; Mena et al., 2000). Las temperaturas bajas y la alta humedad hacen que la materia orgánica se descomponga más lento, y se tengan suelos humíferos (Cleef, 1981; Hofstede, 2001; Mena et al., 2000).

Coleoptera, Escarabajos, Carabidae

Un orden muy diverso, es el de Coleoptera, o conocidos comúnmente como escarabajos, se tiene una gran cantidad de familias, y que tienen diferentes hábitos, desde depredadores, hasta fitófagos (Triplehorn & Johnson, 2005). Los escarabajos presentan una amplia distribución, desde el nivel del mar hasta montañas, se considera que habitan lugares donde no se encuentran otros insectos (Triplehorn & Johnson, 2005). Dentro de los Coleoptera, se encuentra la familia Carabidae, estos presentan una amplia distribución, desde los 0 msnm hasta especies que pueden estar presentes alrededor de los 5000 msnm, cerca de los glaciares (Moret, 2005, 2009; Torres & Mendivil, 2012). Los Carabidae de montaña son considerados buenos bioindicadores, por su sensibilidad a los cambios en el hábitat, al ser estenotópicos y están relacionados con nichos específicos (Gobbi et al., 2018; Moret, 2005, 2009). Los organismos estenotópicos presentan una rango muy estrecho de adaptación a los cambios ambientales (Organista et al., 2002).

Límites fisiológicos

Los límites fisiológicos en los organismos están determinados principalmente por las condiciones ambientales, como la temperatura y la humedad ambiental (Tejedo et al., 2012). Al ser organismos ectotermos dependen de la temperatura ambiental y la

humedad para un desempeño óptimo de sus funciones (Régnière, 2009). La temperatura y humedad del ambiente juega un papel fundamental en los organismos, puesto a que dependen de estas variables ambientales para el cumplimiento correcto de sus funciones corporales, supervivencia, crecimiento, desplazamiento, distribución, y muchas otras interacciones ecológicas (Régnière, 2009; Tejedo et al., 2012).

Desecación, pérdida de agua corporal

La tolerancia a la desecación se refiere a la capacidad de un organismo para resistir o soportar la sequedad extrema o condiciones similares a la sequía (Canals et al., 2013). En particular, los insectos ocupan una amplia gama de nichos ecológicamente diversos y, por lo tanto, exhiben una variedad de estrategias para evitar la desecación (Canals et al., 2013). En general, la resistencia a la desecación en los insectos se mide por el cambio de masa durante condiciones secas (Chown & Nicolson, 2004; Slatyer & Schoville, 2016). La diferencia de masa general entre las mediciones iniciales y después de la exposición a la desecación se atribuye a la pérdida de agua corporal, ya que la pérdida de agua respiratoria generalmente se considera insignificante (Chown & Nicolson, 2004).

Tolerancia térmica, Máximo térmico crítico (CT_{max} - Critical thermal maximum) y Mínimo térmico crítico (CT_{min} - Critical thermal minimum)

El CT_{max} es la temperatura máxima que resiste un organismo antes de perder el control muscular voluntario, el rango de tolerancia a estas temperaturas determinaría su nicho térmico fundamental (Kaspari et al., 2015; Tejedo et al., 2012). El CT_{min} es la temperatura que resiste un organismo antes de llegar al “chill coma” en donde el individuo no reacciona al ser tocado (Slatyer & Schoville, 2016). Estudios sugieren que el cambio climático y su aumento de temperatura afectará con mayor intensidad a las especies tropicales, ya que están más cerca de sus temperaturas de mayor eficacia (T_{opt}) y su CT_{max} en comparación con las especies de zonas templadas (Tejedo et al., 2012).

CAPÍTULO II

DISEÑO METODOLÓGICO

Línea de investigación

Esta investigación está relacionada con los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad en un ecosistema de alta montaña. Se pretende estudiar las posibles respuestas fisiológicas de los insectos de la familia Carabidae, frente a cambios en el grado de humedad y en los límites térmicos, ya que los estudios prevén un descenso de las precipitaciones y un aumento de las temperaturas en el páramo. Es importante conocer como estos cambios pueden afectar a las especies que viven en este ecosistema. Estudiar las respuestas de estas especies a los factores humedad y temperatura, nos puede generar una idea clara de la vulnerabilidad de la biodiversidad.

Área de estudio

Se trabajó en el páramo de pajonal y superpáramo de los volcanes Antisana y Carihuairazo. El Antisana es un volcán cubierto por glaciares, con una altitud de 5758 msnm, que se encuentra en la cordillera oriental (Instituto Geofísico, n.d.). Está ubicado en la Provincia de Napo, pero es una fuente hídrica muy importante para el Distrito Metropolitano de Quito, ya que provee una gran cantidad de agua potable a esta ciudad (Cuesta et al., 2019). Por otra parte el Carihuairazo se encuentra en la cordillera occidental, con una altitud de 5018 msnm., y está ubicado en la Provincia de Tungurahua. El Carihuairazo posee un pequeño remanente de glaciar, a punto de desaparecer. Estos dos volcanes son monitoreados constantemente, por el derretimiento de sus glaciares (Cáceres, 2015; Cuesta et al., 2019).

Especies de estudio

Se trabajó con siete especies que cubren adaptaciones ecológicas, entre higrófilas y xerófilas. Tres especies, *Dyscolus arauzae*, *D. diopsis* y *Paratrechus boussingaulti*, son especialistas muy higrófilas, que dependen de la presencia de agua o de especies vegetales que mantengan humedad entre sus hojas y el suelo. Otras dos especies, *D. oreas* y *D. rotundiceps*, son generalistas dentro del ecosistema superpáramo. Una especie, *D. alpinus*, es generalista a menor altitud, alcanzando la franja inferior del superpáramo en todo tipo de biotopos. Finalmente, la última, *Blennidus liodes*, es la más xerófila de todas las que se encuentran en el superpáramo (Franco, 2020; Gobbi et al., 2018; Moret, 2005; Moret et al., 2021).

Levantamiento de datos

Fase de campo. Se realizaron muestreos de especímenes en los páramos de los dos volcanes estudiados entre septiembre a diciembre del 2021. Se recolectaron

manualmente mediante búsqueda activa a escarabajos de la familia Carabidae. La colecta de las especies se realizó en un rango altitudinal de entre los 4000 a 4900 msnm (Tabla 1). Estos escarabajos que se recolectaron fueron trasladados vivos al laboratorio.

Tabla 1. Especies de estudio, detallando el lugar donde se colectaron, la abundancia que se obtuvo de cada especie, la altitud a la que fue colectada, y su especialización.

Páramo	Especie	Abundancia	Altitud	Especialización
Antisana	<i>Dyscolus diopsis</i>	11	4874	Higrófila
Antisana	<i>Dyscolus arauzae</i>	22	4507	Higrófila
Antisana	<i>Dyscolus rotundiceps</i>	16	4507	Generalista
Antisana	<i>Dyscolus alpinus</i>	27	4070	Generalista (tendencia xerófila)
Antisana	<i>Blennidus liodes</i>	38	4070	Xerófila
Carihuairazo	<i>Paratrechus boussingaulti</i>	14	4700	Higrófila
Carihuairazo	<i>Dyscolus oreas</i>	46	4660	Generalista

Fase laboratorio. Con los especímenes recolectados, se realizaron experimentos de dos tipos: resistencia a la desecación y tolerancia térmica. Se utilizaron 10 individuos para cada experimento, cada individuo se consideró una repetición. Cuando se recolectaron más de 30 individuos de una especie, se realizaron simultáneamente los experimentos de desecación y de tolerancia térmica. Cuando hubo alrededor de 10 individuos, se utilizaron los mismos individuos para los experimentos de desecación y tolerancia térmica, en diferente tiempo. En los primeros días se realizaron los experimentos de límites térmicos bajos, una semana después de alimentarlos y dejar que se recuperen del estrés se realizaron los de límites térmicos altos, y una semana después los de resistencia a la desecación. Al dejarlos recuperarse por una semana el estrés de los individuos de cada experimento no influiría en los resultados del otro experimento (Slatyer & Schoville, 2016).

Al llevar a los individuos al laboratorio, primero se recreó un hábitat en una caja y se la colocó en dentro de una Cámara Climatizada con una temperatura constante de 5 °C, una humedad relativa superior al 75% y un fotoperiodo de 12:12 para que estos puedan encontrarse en un ambiente similar al del páramo, sin estrés fisiológico durante los días necesarios antes de iniciar cada experimento. Las condiciones ambientales se monitorearon con un Datalogger que registraba la temperatura y humedad relativa cada 30 minutos. Al día siguiente de la instalación en la cámara, se colocó insectos Collembola como alimento.

Para medir resistencia a la desecación o tasa de pérdida corporal de agua, el segundo día después de haberlos traído de campo, se los puso a todos en una caja con humedad, sin alimento, para que no haya variables diferentes entre ellos. Al tercer día, a 10 individuos de cada especie se los colocó individualmente en un frasco de muestra de

orina (100 ml), con un sobre de sílica gel de 6 gr, para absorber la humedad de los especímenes; además se colocó un individuo en un frasco sin sobre de sílica gel, para tener un control. Antes de colocar a los escarabajos en los frascos de sílica gel, se registró el peso inicial de cada individuo con la ayuda de una Balanza con una precisión de cuatro decimales. Se realizó un control del peso (y por consiguiente de la pérdida corporal de agua), cada cuatro horas, hasta la hora 28 en la que se detuvo el experimento, porque la mayoría de especímenes ya murieron (Pruna, datos no publicados). Así se obtuvieron seis medidas: peso inicial y peso después de 4, 8, 12, 24 y 28 horas. Además, se realizó pruebas de reacción de cada individuo, en donde se lo colocó boca arriba, y se midió el tiempo transcurrido hasta que pudo darse la vuelta, con el fin de saber cómo la pérdida corporal de agua afecta su motricidad. El tiempo de reacción se define como Normal en >2 segundos, Lento entre los 2 a 5 segundos, y Muy lento de 5 a 30 segundos (Slatyer & Schoville, 2016). Cuando la reacción es Muy lenta o ya no se puede voltear, se considera que en el cuerpo del individuo hubo una Pérdida Crítica de Agua, y esto afecta directamente su motricidad (Slatyer & Schoville, 2016).

Para los experimentos de tolerancia térmica, se utilizó un Mini Dry Bath HC with Cooling, el mismo que puede subir y bajar la temperatura, con una bandeja para colocar seis tubos. Se usaron 10 individuos para tener 10 repeticiones en este experimento. Cada individuo se colocó en tubo para los experimentos. Para medir el CT_{min} , se empezó el experimento a $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (la temperatura de su hábitat recreado) y se bajó la temperatura a una tasa constante de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ cada 10 min. Se hizo pausas de 10 minutos, para que puedan recuperarse y someter a la siguiente temperatura. Todos los individuos permanecieron 10 minutos en el Mini Dry Bath durante cada temperatura de experimentación. El experimento terminó cuando el insecto llegó al estado de “chill coma”, en donde el insecto está inmóvil y no reacciona cuando se lo toca (Slatyer & Schoville, 2016). Para medir el CT_{max} , se inició en $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ (al extraerlos de la Cámara climatizada, la temperatura ambiental era de entre 20 a $22\text{ }^{\circ}\text{C}$, y ningún individuo presentó alguna afectación), y se subió la temperatura a una tasa constante de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ min cada 10 minutos. En cada temperatura los individuos permanecieron 10 min en el Mini Dry Bath. Se realizaron pausas de 10 minutos, para que puedan recuperarse y someter a la siguiente temperatura. El experimento terminó cuando el espécimen perdió su control muscular, es decir, pierde equilibrio y/o empieza a temblar (Roeder et al., 2021; Slatyer & Schoville, 2016).

Análisis de datos

Se aplicó un diseño completamente al azar. Se analizó la respuesta de siete especies de Carabidae a: la tolerancia a temperaturas bajas, la tolerancia a temperaturas altas; y al porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas debido a la desecación, al porcentaje de la pérdida crítica de agua por la desecación. Con respecto a la desecación cabe mencionar que hubieron especies que vivieron más de 28 horas.

Para el análisis de los datos se aplicó un ANDEVA, para las variables mencionadas en el párrafo superior. Para la comprobación del supuesto de Normalidad se aplicó la prueba de Kolmogorov y para la comprobación de la Homocedasticidad se aplicó la prueba de Levene.

Se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis porque los datos no cumplían con los supuestos de Normalidad, incluso después de hacer las transformaciones logarítmica: $\ln(x + 2)$, $\log(x + 2)$ y raíz $(x + 1)$. La prueba de Kruskal Wallis es una prueba no paramétrica análoga al Diseño completamente al Azar que se utiliza cuando los datos no cumplen con los supuestos de independencia, normalidad y homocedasticidad. Para la separación de rangos se utilizó la comparación de a pares ($p < 0,05$). Se utilizó el programa estadístico Infostat.

Se realizó Regresión Lineal para probar la relación entre los límites inferiores y superiores de distribución de las especies y sus límites térmicos.

CAPÍTULO III

RESULTADOS

DESECACIÓN

A las 12 horas de haber iniciado el experimento de pérdida de agua corporal de las diferentes especies, se tiene que *P. boussingaulti* es la especie que pierde más del 25% en este punto del experimento, seguido por *D. arauzae* y *D. diopsis* con alrededor del 15% (Figura 1), las diferencias son significativas ($p < 0,0001$, Tabla 1). Las especies que menos cantidad de agua corporal han perdido son *B. liodes* y *D. alpinus* con alrededor del 5%. Por otro lado, *D. oreas* y *D. rotundiceps* han perdido entre alrededor de 10 al 15% de agua corporal.

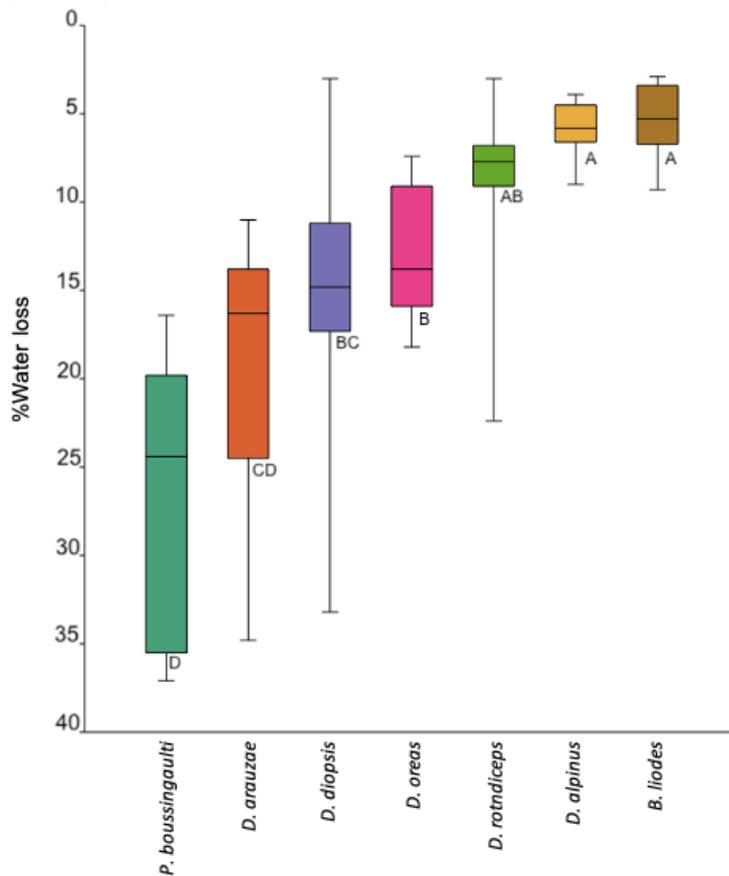


Figura 1. Porcentaje de pérdida de agua corporal a las 12 horas de experimento, en cada una de las especies, la diferencia es significativa ($p < 0,0001$). Bajo cada barra de cada especie se puede observar la letra a la que se la agrupa estadísticamente, diferenciándolo de las otras especies.

Con respecto a la pérdida crítica de agua, que es el porcentaje mínimo de pérdida de agua a partir del cual la motricidad de los individuos se vea afectada, es decir para que su reacción sea muy lenta para poder voltear al estar colocados dorsoventralmente (Figura 2). Estadísticamente las diferencias no son significativas ($p=0,4936$, Tabla 3). *Blennidus liodes* y *D. alpinus* empiezan a verse afectados al perder alrededor del 15% de agua corporal. *Dyscolus rotundiceps*, *P. boussingaulti* y *D. arauzae* pierden sus capacidades de reacción rápida al perder alrededor de 20% de agua en el cuerpo. Y por último *D. oreas* y *D. diopsis* se ven afectados al perder entre el 22 a 24% del agua corporal.

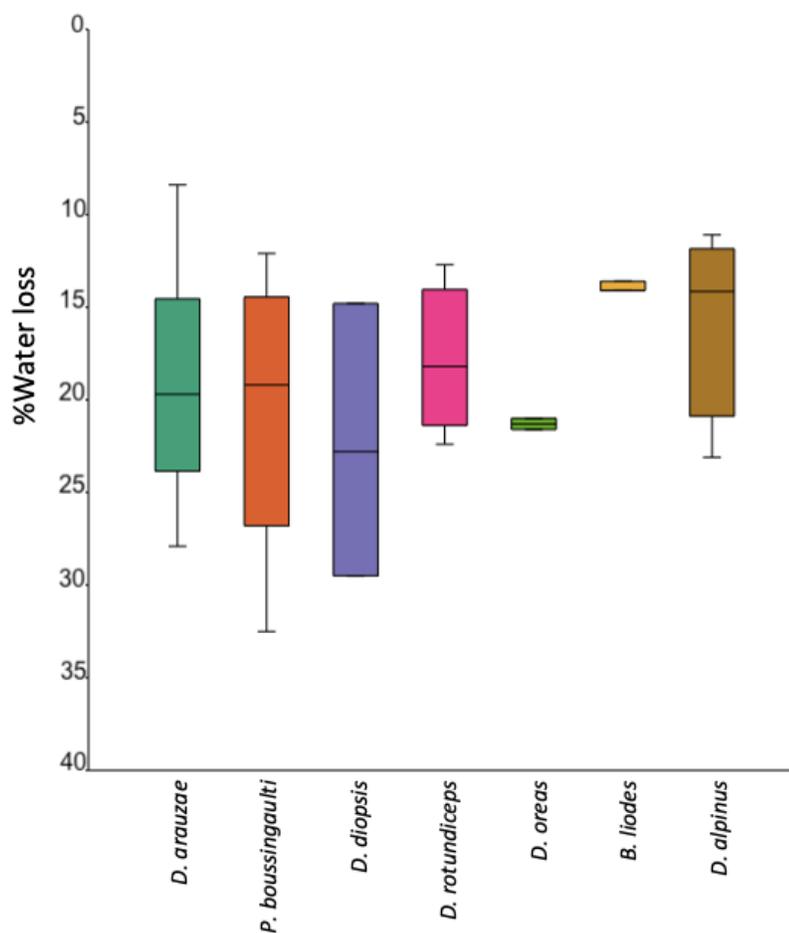


Figura 2. Porcentaje mínimo de Pérdida Crítica de Agua necesaria para que las especies empiecen a verse afectadas en su motricidad. Estadísticamente las diferencias no son significativas ($p=0,4936$). Los boxplots van de izquierda a derecha desde las especies higrófilas, generalistas, hasta las xerófilas.

Se observó que cada especie llegó con diferentes tipos de actividad y condiciones a las 28 horas después de haber iniciado el experimento de desecación (Figura 3). Especies como *B. liodes* y *D. alpinus*, no presentaron mortalidad; de hecho. En el resto de especies todas tuvieron individuos muertos en diferentes números. *Blennidus liodes*, *D. alpinus*, *D. rotundiceps*, *D. oreas* y *D. diopsis*, tuvieron individuos que presentaron una actividad normal hasta el final. En cuando a *D. arauzae* y *P. boussingaulti* la mayoría de sus individuos murieron y los otros estaban moribundos.

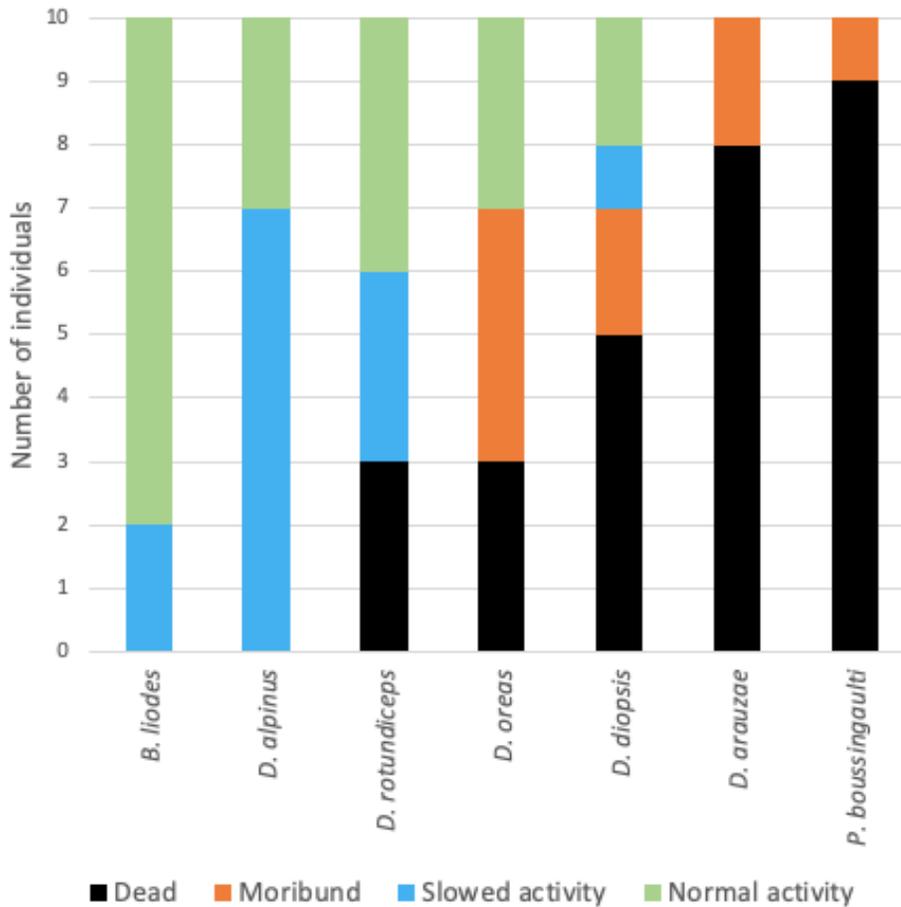


Figura 3. Supervivencia y nivel de actividad en las diferentes especies a las 28 horas de experimento (final del experimento). Se detalla el número de individuos que presentan los diferentes niveles de actividad y la supervivencia. Se utilizó estadística descriptiva.

Existen diferencias significativas entre especies en el porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento ($p < 0,0001$; Tabla 2). Se forman cuatro diferentes grupos en relación al porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento (Tabla 3). El primer grupo, están las especies que pierden entre 5,70% a 7,95% de agua por desecación, en donde se encuentran *D. alpinus*, *B. liodes* y *D. rotundiceps*. En el segundo grupo, se encuentran *D. rotundiceps*, *D. oreas* y *D. diopsis*, los mismos que pierden entre 7,95% a 15,30% de agua a las 12 horas de iniciado el experimento. En el tercer grupo, están *D. diopsis* y *D. arauzae*, que pierden entre 15,30% a 16,50% de agua. Y el cuarto grupo, *D. arauzae* y *P. boussingaulti*, que son las especies que más porcentaje de agua pierden a las 12 horas, entre 16,50% a 27,15% de agua.

Tabla 2. Prueba de Kruskal Wallis de la variable porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento, de las especies de Carabidae.

Variable	Especie	N	Medias	D.E.	H	p
%Pérdida Agua	<i>Blennidus liodes</i>	10	5,70	1,97	54,10	<0,0001
%Pérdida Agua	<i>Dyscolus alpinus</i>	10	5,60	1,35		
%Pérdida Agua	<i>Dyscolus arauzae</i>	10	19,66	7,13		
%Pérdida Agua	<i>Dyscolus diopsis</i>	10	16,81	6,71		
%Pérdida Agua	<i>Dyscolus oreas</i>	10	13,43	3,42		
%Pérdida Agua	<i>Dyscolus rotundiceps</i>	10	9,93	5,07		
	<i>Paratrechus</i>					
%Pérdida Agua	<i>boussingaulti</i>	10	28,47	7,58		

Tabla 3. Separación de medianas del porcentaje de pérdida de agua a las 12 horas del experimento de las especies de Carabidae.

Tratamientos	Medianas	
<i>Dyscolus alpinus</i>	5,70	A
<i>Blennidus liodes</i>	5,90	A
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	7,95	A B
<i>Dyscolus oreas</i>	13,85	B
<i>Dyscolus diopsis</i>	15,30	B C
<i>Dyscolus arauzae</i>	16,50	C D
<i>Paratrechus boussingaulti</i>	27,15	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Al analizar el porcentaje de pérdida de agua de las diferentes especies, antes de verse afectada su motricidad, se puede observar que no hay diferencias significativas entre los valores que cada una presenta ($p=0,4936$, Tablas 4). Esto nos hace entender que para llegar a la pérdida crítica de agua, todas las especies estudiadas tienen porcentajes similares (Figura 2).

Tabla 4. ANOVA del porcentaje de pérdida de agua debido a la desecación antes de que presenten una actividad lenta las especies de Carabidae estudiadas

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	197,47	6	32,91	0,92	0,4936
Especie	197,47	6	32,91	0,92	0,4936
Error	961,90	27	35,63		
Total	1159,36	33			

TOLERANCIA TÉRMICA

Temperaturas bajas (CT_{min})

La tolerancia térmica a las temperaturas bajas, presenta diferencias significativas ($p < 0,0001$), en las diferentes especies (Tabla 5). Forman cuatro diferentes grupos de acuerdo a la tolerancia a los mínimos térmicos, en base a las medianas de cada especie (Tabla 6). *Dyscolus oreas*, *D. diopsis* y *D. rotundiceps*, son las especies que más toleran temperaturas bajas, teniendo sus límites térmicos incluso bajo 0 °C. El siguiente grupo, tienen su límite térmico alrededor de 1 °C, en donde se encuentra *D. diopsis*, *D. rotundiceps* y *P. boussingaulti*. En el tercer grupo, están *P. boussingaulti* y *D. alpinus*, en donde su límite térmico esta entre 1 a 3.5 °C. Y el cuarto grupo, en donde estan *D. alpinus* y *D. arauzae*, que tienen como límite térmico alrededor de 4 °C, siendo los que menos tolerancia tienen a las temperaturas bajas.

Tabla 5. Prueba de Kruskal Wallis para la variable tolerancia a las temperaturas bajas (T-baja) de las especies de Carabidae.

Variable	Especie	N	Medias	D.E.	H	p
T-baja	<i>Dyscolus alpinus</i>	10	3,3	1,25	31,79	<0,0001
T-baja	<i>Dyscolus arauzae</i>	10	3,7	1,25		
T-baja	<i>Dyscolus diopsis</i>	8	0	1,31		
T-baja	<i>Dyscolus oreas</i>	10	-0,1	1,2		
T-baja	<i>Dyscolus rotundiceps</i>	10	0,9	2,02		
T-baja	<i>Paratrechus boussingaulti</i>	10	1,5	0,97		

Tabla 6. Separación de medianas de la tolerancia a temperaturas bajas de las especies de Carabidae.

Tratamientos	Medianas			
<i>Dyscolus oreas</i>	0	A		
<i>Dyscolus diopsis</i>	0	A	B	
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	0	A	B	
<i>Paratrechus boussingaulti</i>	1		B	C
<i>Dyscolus alpinus</i>	3,5		C	D
<i>Dyscolus arauzae</i>	4			D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Temperaturas altas (CT_{max})

En cuanto a la tolerancia térmica a temperaturas altas, se presentan diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre las diferentes especies (Tabla 7). Se forman tres diferentes grupos de acuerdo a la tolerancia a los máximos térmicos, en base a las medianas de cada especie (Tabla 8). *D. rotundiceps*, *D. diopsis*, *D. alpinus* y *D. oreas*, son las especies que tienen mayor tolerancia a temperaturas altas, teniendo sus límites térmicos alrededor de los 33 °C. El siguiente grupo, son los que su límite térmico está entre 30 a 32 °C, en donde se encuentra *D. arauzae* y *D. rotundiceps*. El último grupo está *P. boussingaulti*, en donde su límite térmico está alrededor de 24 °C, siendo esta especie la que menos tolerancia tienen a las temperaturas altas.

Tabla 7. Prueba de Kruskal Wallis para la variable tolerancia a temperaturas altas (T-alta) de las especies de Carabidae.

Variable	Especie	N	Medias	D.E.	H	p
T-alta	<i>Dyscolus alpinus</i>	10	32,4	3,1	30,13	<0,0001
T-alta	<i>Dyscolus arauzae</i>	10	29,7	1,7		
T-alta	<i>Dyscolus diopsis</i>	8	31,88	2,03		
T-alta	<i>Dyscolus oreas</i>	10	31,8	2,57		
T-alta	<i>Dyscolus rotundiceps</i>	10	31,8	1,03		
	<i>Paratrechus</i>					
T-alta	<i>boussingaulti</i>	10	24,7	1,57		

Tabla 8. Separación de medianas de la tolerancia a las altas temperaturas de las especies de Carabidae.

Tratamientos	Medianas		
<i>Paratrechus boussingaulti</i>	24	C	
<i>Dyscolus arauzae</i>	30	B	
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	32	B	A
<i>Dyscolus diopsis</i>	32,5		A
<i>Dyscolus alpinus</i>	33		A
<i>Dyscolus oreas</i>	33		A

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Entre las especies que se estudió existen diferentes rangos de tolerancia térmica, Tenemos tres especies que resisten temperaturas menores a 0 °C, *D. diopsis*, *D. oreas* y *D. rotundiceps* (Figura 4). El resto de especies toleran temperaturas de alrededor de 2 °C. La tolerancia térmica a temperaturas altas es más parecida entre la mayoría de especies, resistiendo entre los 30 °C a alrededor de 34 °C. *Paratrechus boussingaulti* es la única especie que tiene una tolerancia menor a las temperaturas altas en comparación al resto de especies. *Paratrechus boussingaulti*, es la especie que tiene el rango de tolerancia térmica más estrecho entre su CT_{max} y su CT_{min}. El rango de tolerancia térmica más ancho lo tienen *D. diopsis*, *D. rotundiceps* y *D. oreas*.

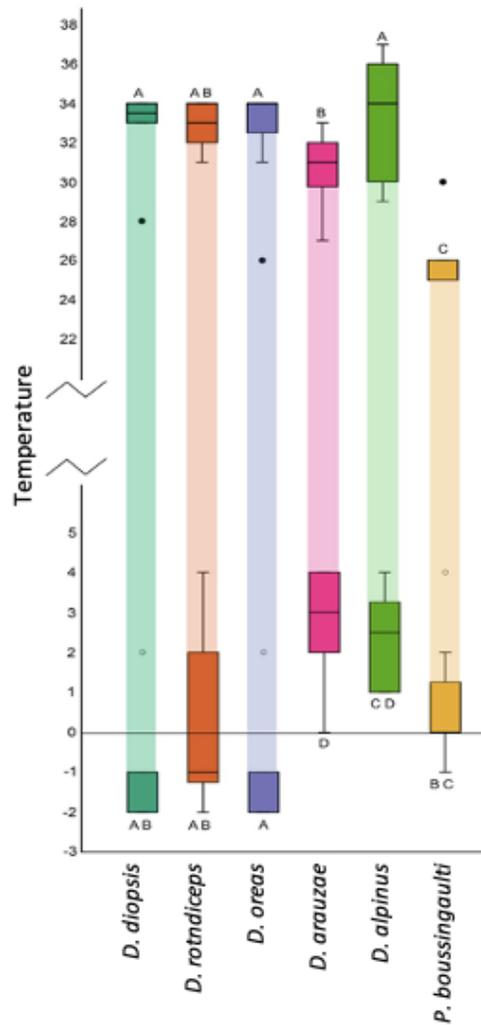


Figura 4. Boxplots del CT_{min} y CT_{max} de cada especie. Estadísticamente la diferencia es significativa ($p < 0,0001$), para CT_{min} y CT_{max}. Las letras señalan la agrupación de especies que se parecen estadísticamente.

Estudiamos si existe una relación entre los límites inferiores y superiores de distribución de las especies (Figura 5A) y sus límites térmicos (Figuras 5B y 5C). La regresión lineal demuestra que no hay ninguna relación entre el límite inferior del rango de distribución y el CT_{max} , el coeficiente $R^2=0,07$, es muy bajo (Figura 5B). En cambio con el CT_{min} el resultado es alto, $R^2=0,95$, con los puntos muy cerca de la recta (Figura 5C). Esto demuestra que hay una relación directa entre la tolerancia al frío y las altitudes máximas alcanzadas por las especies.

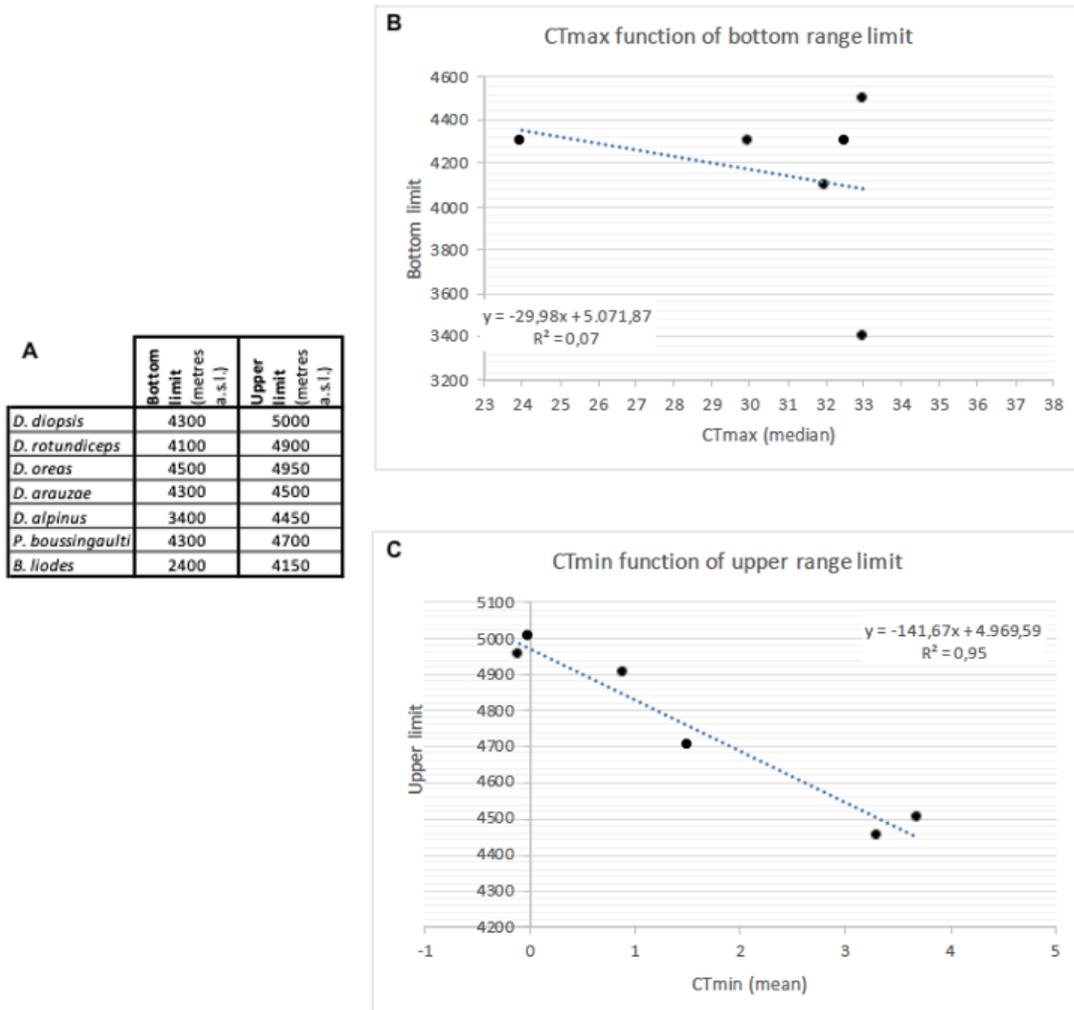


Figura 5. A. Límite de distribución inferior y superior de cada especie de estudio (a partir de Moret, 2005). B. Regresión lineal para CT_{max} en relación al límite altitudinal bajo de cada especie. C. Regresión lineal para CT_{min} en relación al límite altitudinal más alto de cada especie.

Los resultados de la tolerancia térmica de las especies estudiadas demuestran que *D. diopsis*, *D. oreas*, *D. rotundiceps* son los que presentan una mayor tolerancia a temperaturas bajas, y al contrario *D. arauzae* es la especie que menos las soporta. En cuanto a las temperaturas altas, las especies que menor tolerancia presentan son *D. arauzae* y sobre todo *P. boussingaulti*, y las que mejor resisten son *D. alpinus*, *D. diopsis* y *D. oreas*. *P. boussingaulti*, es la especie que tiene el rango de tolerancia térmica más estrecho entre su CT_{max} y su CT_{min} . El rango de tolerancia térmica más ancho lo tienen *D. diopsis*, *D. rotundiceps* y *D. oreas*.

Al conocer los límites térmicos de cada especie, y con la regresión lineal se pudo determinar que la tolerancia térmica al frío (CT_{min}) define el límite superior en la distribución de las especies. En otras palabras, en la parte alta de su distribución todas las especies estudiadas llegan al tope de lo que les permite su fisiología. En cambio, especies como *D. diopsis*, *D. rotundiceps* y *D. oreas* podrían vivir más bajo que su límite efectivo, ya que su CT_{max} es similar al de *D. alpinus* que tiene su cota inferior 700 m más abajo que *D. rotundiceps*, y 1100 m más abajo que *D. oreas*.

DISCUSIÓN

Conocer la fisiología de los diferentes organismos de interés es fundamental para poder tener una idea de las respuestas y su posible distribución frente al cambio climático (Addo-Bediako et al., 2001). En este estudio los principales resultados que se han encontrado son: (1) los carábidos higrófilos son los que pierden mayor cantidad de agua corporal en comparación de los generalistas y xerófilos; (2) los insectos higrófilos y generalistas con tendencia higrófila empiezan a verse afectados en su motricidad cuando pierden alrededor de un 20% de agua corporal; (3) al final del experimento de desecación en las especies higrófilas la mayoría de sus individuos murieron, y en los xerófilos todos sobrevivieron; y (4) la tolerancia al CT_{\min} está relacionada directamente con la distribución altitudinal de las especies, es decir, las especies que viven a mayor altura, tienen una mayor tolerancia a las temperaturas más bajas. En cuanto al CT_{\max} , no hay una correlación entre el límite bajo de la distribución de las especies y su tolerancia al calor, además, la variación del CT_{\max} entre las especies no es marcado como el CT_{\min} .

DESECACIÓN

Las especies higrófilas y generalistas con tendencia higrófila (*D. arauzae*, *D. diopsis*, *P. boussingaulti*, *D. rotundiceps* y *D. oreas*) perdieron mayor cantidad de agua corporal que las especies xerófilas (*D. alpinus* y *B. liodes*). Esta comparación se realizó a las 12 horas del experimento, ya que después de esto un gran número de individuos murieron lo que dificultaba la comparación entre todas las especies. Estudios demuestran que la pérdida de agua corporal de cada especie está relacionada con las condiciones ambientales de donde se desarrollan. Es así, que en lugares con mayor precipitación o que se encuentren cuerpos de agua con abundante humedad, los insectos van a presentar mayor pérdida de agua (Addo-Bediako et al., 2001; Bujan et al., 2016). La pérdida de agua está influenciada por la aridez del hábitat, y dentro de esto se conoce que los insectos que viven en zonas más áridas presentan una muy baja transpiración cuticular, mientras que los higrófilos tienen altas tasas de transpiración cuticular (Addo-Bediako et al., 2001; Terblanche et al., 2005; Zachariassen, 1996). Esto explica el porque en los experimentos realizados, a las 12 horas los carábidos higrófilos perdieron mayor cantidad de agua en relación a los xerófilos.

Uno de los indicadores de que la pérdida de agua afecta la motricidad de los insectos fue que la capacidad de voltearse fue muy lenta, y en estos experimentos, esto sucedió cuando individuos de las especies higrófilas y generalistas con tendencia higrófila perdieron alrededor del 20% de su masa. Esto fue similar a lo que sucedió en los experimentos en Norte América, en donde los carábidos después de perder el 20% de la masa comenzaron a perder la capacidad de voltearse (Slatyer & Schoville, 2016). En cuanto a las especies xerófilas (*B. liodes* y *D. alpinus*), se veían afectadas al perder entre el 15 y el 20% de su masa. En estas dos especies se pudo ver que al finalizar el

experimento algunos tuvieron una actividad muy lenta para voltearse, pero ninguno murió como fue el caso de las especies higrófilas.

Otros estudios han encontrado una relación inversa entre la resistencia a la desecación y la elevación, es así los insectos que viven en zonas más altas, en este caso los higrófilos, presentan menor resistencia a la desecación (Sorensen et al., 2005). Como respuesta a este estrés, de una menor humedad por consecuencia de la altitud, los insectos que viven a mayor altura se los encuentra asociados a ambientes húmedos (Slatyer & Schoville, 2016). Los microhábitats cercanos a lugares con mucha humedad compensan la disminución de humedad por la altitud, y es así que a estas especies higrófilas se las encuentra en las riberas de los ríos, cerca de plantas que generan mucha humedad, y en general cerca de cuerpos de agua (Moret, 2005; Slatyer & Schoville, 2016).

En este estudio se pudo evidenciar que hay una diferencia marcada entre especies higrófilas y xerófilas, puesto a que al final del experimento las que dependen de la humedad no resistieron a la desecación y murieron, y por el contrario las xerófilas no tuvieron individuos muertos al final. Sin embargo, este no es un patrón que suceda en todas las especies, hay estudios que demuestran que tanto las especies higrófilas como xerófilas tienen una resistencia similar a la desecación (Terblanche et al., 2005). Esto puede suceder porque se desarrollan en zonas templadas, y la actividad de estos escarabajos son en estaciones específicas en donde hay ambiente con mayor humedad, y por el contrario en estaciones con ambiente no favorable, no hay actividad de estas especies (Terblanche et al., 2005). Además, esto nos hace entender que existe diferentes niveles de resistencia a la desecación de acuerdo a las especies, géneros, familias, ordenes y distribución geográfica (Addo-Bediako et al., 2001).

Es evidente que hay una variación entre especies, pero principalmente se ve de acuerdo al hábitat de donde viven, es así que en los higrófilos tienen una resistencia muy baja a la desecación en relación a los xerófilos. La variación a nivel de géneros puede aun variar más, tanto por el hábitat en el que viven, y por el tamaño que estos presentan (Klockmann et al., 2016). Los que tienen mayor tamaño como los del género *Dyscolus* que miden entre de 6 a 15 mm tienden a tener más resistencia a la desecación que los que son muy pequeños como del género *Paratrechus* que miden entre 4 a 6.7 mm (Klockmann et al., 2016; Moret, 2005). La variación a nivel de tribu es muy amplia, aquí Trechini (*Paratrechus*) son pequeños y viven cerca zonas muy húmedas; Platynini (*Dyscolus*) al presentar tamaños diferentes y al ocupar varias hábitats presentan especies higrófilas y xerófilas; y por último Pterostichini (*Blennidus*) van a ser completamente xerófilas, ya que estas especies se encuentran en general en zonas subáridas (Moret, 2005).

TOLERANCIA TÉRMICA

Los límites térmicos de las especies de este estudio están relacionadas con la distribución altitudinal, es decir, los que se encuentran a mayor altura tienen límites más amplios, principalmente a la temperatura mínima. En cuanto a la temperatura máxima, casi todas las especies presentan límites similares. Especies como *D. diopsis*, *D. oreas*, *D. rotundiceps* que viven entre los 4500 msnm hasta alrededor los 5000 msnm, presentan una mayor adaptación a las temperaturas bajas, pudiendo sobrevivir hasta temperaturas menores a 0 °C. Estas especies se han adaptado a las condiciones extremas del superpáramo, en donde existe poca vegetación, las temperaturas en las noches son muy bajas y en el día pueden ser muy altas (Luteyn et al., 1999; Sklenář & Balslev, 2005). Ante estas condiciones en su hábitat, las especies que habitan en este ecosistema, usan como refugios térmicos las piedras, es decir, viven debajo de éstas (Moret, 2005, 2009).

Estudios demuestran que no hay una relación entre el CT_{min} y el CT_{max} , y que principalmente es el CT_{min} el que define las adaptaciones y la selección natural de las especies (Terblanche et al., 2005). El CT_{min} está relacionado directamente con la altitud en donde habita cada especie, es decir, mientras más alto viven van a presentar una mayor tolerancia a las temperaturas bajas (Brett, 1956; Roeder et al., 2021; Slatyer & Schoville, 2016). El CT_{min} suele ser más variable que el CT_{max} , correlacionándolos al nivel altitudinal (Brett, 1956; Gaston & Chown, 1999). La regresión lineal sobre el CT_{min} y la distribución altitudinal de cada especie, coincide con lo antes mencionado, indica que la tolerancia a las temperaturas bajas es la que determina la distribución de cada especie. Es decir, cada especie se encuentra en un límite altitudinal por su CT_{min} , y este límite fisiológico no les permite avanzar altitudinalmente hacia otros lugares. También sucede que el CT_{max} no es un límite térmico que determina la distribución de las especies, es así que tanto las especies que viven en zonas más altas pueden presentar límites parecidos a los que viven en zonas más bajas.

También se puede relacionar directamente entre la tolerancia a la temperatura y las temperaturas ambientales, esto explicaría claramente el CT_{min} de las especies (Gaston & Chown, 1999). Es así que podemos explicar que el CT_{min} de *D. diopsis* y *D. rotundiceps* es más bajo que el resto de especies del volcán Antisana, teniendo como un CT_{min} de alrededor de -2 °C. En el Anexo 1 se puede observar el gráfico del registro de temperaturas de un período de tiempo en donde habitan estas especies, corroborando que en este lugar es común tener temperaturas bajo 0. De igual manera, para explicar el CT_{min} de *D. alpinus* y *D. arauzae* es de alrededor de 2 °C, se puede evidenciar en el Anexo 1, que las temperaturas ambientales mínimas registradas, se encuentran en este rango de temperatura. Con esto queda claro que los límites térmicos están relacionados a las temperaturas ambientales.

Otro aspecto que hay que tener en cuenta es el factor taxonómico. Las especies estudiadas son de tres tribus: Trechini (*P. boussingaulti*), Platynini (los cinco *Dyscolus*)

y Pterostichini (*B. liodes*) (Moret, 2005). Constatamos que Trechini es el que menos aguanta la desecación, y además es el que menos tolera las temperaturas altas y bajas. Como los otros Trechini del páramo, es una especie pequeña, con tegumentos más finos y tal vez menos protectores que los de Platynini y Pterostichini (Moret, 2005). Esto puede explicar que Trechini, comparados con otras tribus de Carabidae, tienen distribuciones más reducidas, solamente en páramos húmedos. Al opuesto, Pterostichini tiene una gran tolerancia a la desecación, lo que tal vez se pueda poner en relación con una forma más compacta, apéndices más cortos y tegumentos más gruesos (Moret, 2005).

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES

En los carábidos que estudiamos, la resistencia a la desecación depende de su adaptación al ecosistema en el que viven. Las especies higrófilas tienden a ser menos resistentes que las xerófilas. Esto nos da a entender que en el momento que su hábitat se vea disturbado, estas especies empezarán a tener problemas de supervivencia, disminuyendo sus poblaciones, y en el peor de los casos extinguiéndose.

Las especies xerófilas tienen más probabilidad de sobrevivir ante cambios en su ambiente hacia un clima más seco, ya que son más resistentes a la desecación. Esto puede traducirse a que podrán mantener sus poblaciones estables, o que incluso podrán aumentar frente a una disminución de humedad por el cambio climático.

Las adaptaciones fisiológicas y especialización ecológica de cada especie están relacionadas de acuerdo al hábitat en donde se desarrolla, es así que cada una se restringe al ambiente en donde ha habitado a través del tiempo. Al menos, las especies higrófilas tendrían pocas probabilidades de sobrevivir en ambientes secos.

Fisiológicamente, la tolerancia térmica a las temperaturas bajas, es la que determina la distribución altitudinal de cada una de las especies. Por este motivo, cuando haya un aumento en la temperatura ambiental, las especies podrán subir altitudinalmente.

Para predecir cambios en la distribución de las especies es necesario conocer datos fisiológicos de cada especie, siendo importante el CT_{min} y la resistencia a la desecación. Teniendo en cuenta esta información por especie se puede tener una idea de lo que va a suceder con su posible distribución, abundancia, supervivencia, en respuesta al cambio climático.

CAPÍTULO V

RECOMENDACIONES

Realizar estudios similares con más especies de Carabidae, para verificar que son patrones parecidos a los que se presentan en esta investigación.

Estudiar más especies de Carabidae de diferentes montañas, para poder observar si es que hay diferencias entre las mismas.

Utilizar datos filogenéticos, en caso de ver diferencias entre las mismas especies de diferentes montañas.

Realizar monitoreos en el tiempo correlacionandolos con datos ambientales que puedan corroborar los datos obtenidos en esta investigación.

Recolectar datos ambientales de las diferentes montañas en donde se trabaja, para poder inferir la distribución de las diferentes especies.

Referencias Bibliográficas

- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2001). Revisiting water loss in insects: A large scale view. *Journal of Insect Physiology*, 47(12), 1377–1388. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00128-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00128-7)
- Avgin, S. S., & Luff, M. L. (2010). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators of human impact. *Munis Entomology and Zoology*, 5(1), 209–215.
- Ayala, L., Villa, M., Aguirre, Z., & Aguirre, N. (2014). Cuantificación del carbono en los páramos del Parque Nacional Yasuni, provincias de Loja y Zamora Chinchipe, Ecuador. *Cedamaz*, 4(1), 45–52. http://unl.edu.ec/sites/default/files/investigacion/revistas/2014-12-1/art_5.pdf
- Basantes-Serrano, R., Rabatel, A., Francou, B., Vincent, C., Maisincho, L., Cáceres, B., Galarraga, R., & Alvarez, D. (2016). Slight mass loss revealed by reanalyzing glacier mass-balance observations on Glacier Antisana 15a (inner tropics) during the 1995-2012 period. *Journal of Glaciology*, 62(231), 124–136. <https://doi.org/10.1017/jog.2016.17>
- Brett, J. R. (1956). Some principles in the thermal requirements of fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 31(2), 75–87.
- Buckley, L. B., Miller, E. F., & Kingsolver, J. G. (2013). Ectotherm thermal stress and specialization across altitude and latitude. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4), 571–581. <https://doi.org/10.1093/icb/ict026>
- Bujan, J., Roeder, K. A., Yanoviak, S. P., & Kaspari, M. (2020). Seasonal plasticity of thermal tolerance in ants. *Ecology*, 101(6), 1–6. <https://doi.org/10.1002/ecy.3051>
- Bujan, J., Yanoviak, S. P., & Kaspari, M. (2016). Desiccation resistance in tropical insects: causes and mechanisms underlying variability in a Panama ant community. *Ecology and Evolution*, 6(17), 6282–6291. <https://doi.org/10.1002/ece3.2355>
- Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., & Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1–2), 53–72. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.06.002>
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., & Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 19–33. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00585.x>
- Cáceres, B. (2010). *Actualización del inventario de tres casquetes glaciares del Ecuador*.

- Cáceres, B. E. (2015). Carihuayrazo S-W a little Ecuadorian glacier in the way to extinction. *AGU Fall Meeting*.
<http://adsabs.harvard.edu/abs/2015AGUFM.C13B0812C>
- Canals, M., Alfaro, C., Veloso, C., Torres-Contreras, H., & Solís, R. (2013). Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*. *Rev. Ibero-Latinoam. Parasitol.*, 72(1), 52–60.
- Chown, S. L., & Nicolson, S. W. (2004). *Insect Physiological Ecology* (Oxford Uni).
- Cleef, A. (1981). *Vegetation of the Páramos of the Colombian Cordillera*.
- Cleef, A. M. (2008). Humid cloud superpáramo probably acts as a plant diversity centre and as a cool refuge: the case of Nevado de Sumapaz, Colombia. *La Cordillera Oriental Colombiana, Transecto Sumapaz, January 2008*, 565–593.
- Cuesta Camacho, F., Peralvo, M., & Ganzenmüller, A. (2008). *Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales*. 15–38.
- Cuesta, F., Llambí, L. D., Huggel, C., Drenkhan, F., Gosling, W. D., Muriel, P., Jaramillo, R., & Tovar, C. (2019). New land in the Neotropics: a review of biotic community, ecosystem, and landscape transformations in the face of climate and glacier change. *Regional Environmental Change*, 19(6), 1623–1642.
<https://doi.org/10.1007/s10113-019-01499-3>
- Delgado, T., & Suárez-Duque, D. (2009). Efectos del Cambio Climático en la Diversidad Vegetal del Corredor De Conservación Comunitaria Reserva Ecológica El Ángel- Bosque Protector Golondrinas En El Norte Del Ecuador. *Ecología Aplicada*, 8(2), 27–36.
- Díaz-Granados Ortiz, M. A., Navarrete González, J. D., & Suárez López, T. (2005). Páramos: Hidrosistemas Sensibles. *Revista de Ingeniería*, 22, 64–75.
<https://doi.org/10.16924/revinge.22.8>
- ElUniverso. (2017). *Dos glaciares del Ecuador desaparecerían en 8 años*.
- Franco, J. (2020). Importancia del río glaciar en la diversificación de comunidades de carábidos de altura, bajo un contexto de cambio climático. In *Tesis para obtener el título de Licenciatura en Ciencias Biológicas*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Gaston, K. J., & Chown, S. L. (1999). Elevation and Climatic Tolerance: A Test Using Dung Beetles. *Oikos*, 86(3), 584–590. <https://doi.org/10.2307/3546663>
- Gobbi, M., Barragán, Á., Brambilla, M., Moreno, E., Pruna, W., & Moret, P. (2018). Hand searching versus pitfall trapping: how to assess biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in high altitude equatorial Andes?. *Journal of Insect Conservation*, 22(3–4), 533–543. <https://doi.org/10.1007/s10841-018->

- Hofstede, R. (2001). El Impacto De Las Actividades Humanas Sobre El Páramo. In *Los Páramos del Ecuador. Particularidades, Problemas y Perspectivas*; Mena, P., Medina, G., Hofstede, R., Eds (pp. 161–185).
- Hofstede, R. (2002). Los páramos andinos: su diversidad, sus habitantes, sus problemas y sus perspectivas. Un breve diagnóstico regional del estado de conservación de los páramos. *Congreso Mundial de Páramos, Tomo II*.
- Instituto Geofísico. (n.d.). *Antisana*.
- Kaspari, M., Clay, N. A., Lucas, J., Yanoviak, S. P., & Kay, A. (2015). Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology*, 21(3), 1092–1102. <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>
- Kelly, A. E., & Goulden, M. L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(33), 11823–11826. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105>
- Klockmann, M., Günter, F., & Fischer, K. (2016). Heat resistance throughout ontogeny: body size constrains thermal tolerance. *Global Change Biology*, 23(2), 686–696. <https://doi.org/10.1111/gcb.13407>
- Luteyn, J. L., Churchill, S. P., Griffin, D., Gradstein, S. R., Sipman, H. J., & Gavilanes, M. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. New York Botanical Garden Press.
- Madrriñán, S., Cortés, A. J., & Richardson, J. E. (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics*, 4(OCT), 1–7. <https://doi.org/10.3389/fgene.2013.00192>
- Maisincho, L., Cáceres, B., Manciat, C., Loyo, C., Cuenca, E., Villacís, M., Paredes, D., Garces, A., Laval, R., & Mailler, S. (2005). *Glaciares del Ecuador: Antisana y Carihuairazo*.
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilson, R. P., Hansen, L., & Hannah, L. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 20(2), 538–548. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00364.x>
- Mena, P., Josse, C., & Medina, G. (2000). Los suelos del páramo. In *Serie Páramo 5*. GTP/Abya Y.
- Moret, P., Barragán, A., Moreno, E., Cauvy-Fraunié, S., & Gobbi, M. (2020). When the Ice Has Gone: Colonisation of Equatorial Glacier Forelands by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Neotropical Entomology*, 49(2), 213–226. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00753-x>

- Moret, Pierre. (2005). Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. Sistemática, ecología y biogeografía. In *Pontificia Universidad Católica del Ecuador*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Centro de Biodiversidad y Ambiente.
- Moret, Pierre. (2009). Altitudinal distribution, diversity and endemism of carabidae (coleoptera) in the páramos of ecuadorian andes. *Annales de La Societe Entomologique de France*, 45(4), 500–510. <https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697632>
- Moret, Pierre, Aráuz, M. de los Á., Gobbi, M., & Barragán, Á. (2016). Climate warming effects in the tropical Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador. *Insect Conservation and Diversity*, 9(4), 342–350. <https://doi.org/10.1111/icad.12173>
- Moret, Pierre, Muriel, P., Jaramillo, R., Bernardi, A., Romoleroux, K., Barragán, Á., Pruna, W., & Sklenář, P. (2021). Resurvey of vascular plants and soil arthropods on the summit of Mount Corazón (Andes of Ecuador) after 140 years. *Neotropical Biodiversity*, 7(1), 238–245. <https://doi.org/10.1080/23766808.2021.1940056>
- Organista, D., Morrone, J., Llorente, J., & Flores, O. (2002). *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. UNAM.
- Peyre, G., Balslev, H., & Font, X. (2018). Phytoregionalisation of the Andean páramo. *PeerJ*, 2018(6), 1–27. <https://doi.org/10.7717/peerj.4786>
- Rainio, J., & Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12, 487–506.
- Ramsay, P. M., & Oxley, E. R. B. (1996). Fire temperatures and postfire plant community dynamics in Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*, 124(2), 129–144. <https://doi.org/10.1007/BF00045489>
- Régnière, J. (2009). Predicción de la distribución continental de insectos a partir de la fisiología de las especies. *Unasyuva*, 60, 37–42.
- Roeder, K. A., Roeder, D. V., & Bujan, J. (2021). Ant Thermal Tolerance: A Review of Methods, Hypotheses, and Sources of Variation. *Annals of the Entomological Society of America*, 114(4), 459–469. <https://doi.org/10.1093/aesa/saab018>
- Rojas, J. (2011). El Pago Por Servicios Ambientales Como Alternativa Para El Uso Sostenible De Los Servicios Ecosistémicos De Los Páramos. *Ambiente y Sostenibilidad*, 1(1), 57. <https://doi.org/10.25100/ays.v1i1.4339>
- Santaella, W. (2013). Modelos espaciales de la dinámica de la vegetación en escenarios de cambio climático en el «Timberline» selva nublada - Paramo de la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida (Venezuela); escenario B1 y situación constante. *Revista de Teledetección*, 39, 63–82.
- Sklenář, P., & Balslev, H. (2005). Superpáramo plant species diversity and

- phytogeography in Ecuador. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 200(5), 416–433. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2004.12.006>
- Sklenář, P., Hedberg, I., & Cleef, A. M. (2013). Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography*, 41(2), 287–297. <https://doi.org/10.1111/jbi.12212>
- Slatyer, R. A., & Schoville, S. D. (2016). Physiological limits along an elevational gradient in a radiation of montane ground beetles. *PLoS ONE*, 11(4), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151959>
- Sorensen, J. G., Norry, F. M., Scannapieco, A. C., & Loeschcke, V. (2005). Altitudinal variation for stress resistance traits and thermal adaptation in adult *Drosophila buzzatii* from the New World. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(4), 829–837. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00876.x>
- Tejedo, M., Duarte, H., Gutiérrez Pesquera, L., Beltrán Gala, J., Katzenberger, M., Marangoni, F., Navas, C., González Nicieza, A., Relyea, R., Rezende, E., Richter Boix, A., Santos, M., Simon, M., & Solé, M. (2012). El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global. Ejemplos en anfibios. *Boletín de La Asociación Herpetológica Española*, 23(2), 2–27.
- Terblanche, J. S., Sinclair, B. J., Klok, C. J., McFarlane, M. L., & Chown, S. L. (2005). The effects of acclimation on thermal tolerance, desiccation resistance and metabolic rate in *Chirodica chalcoptera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology*, 51(9), 1013–1023. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.04.016>
- Torres Domínguez, D. M., & Mendivil Nieto, J. A. (2012). Escarabajos tigre (coleoptera: carabidae: cicindelinae) del PNN Gorgona, Cauca, Colombia. *Boletín Del Museo de Entomología de La Universidad Del Valle*, 13(2), 20–25.
- Tovar, C., Arnillas, C. A., Cuesta, F., & Buytaert, W. (2013). Diverging Responses of Tropical Andean Biomes under Future Climate Conditions. *PLoS ONE*, 8(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063634>
- Triplehorn, C., & Jhonson, N. (2005). *Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects 7th Edition*.
- Vargas-Ríos, O. (2013). Disturbios en los páramos andinos. *Visión Socioecosistémica de Los Páramos y La Alta Montaña Colombiana*, 39–57.
- Zachariassen, K. E. (1996). The water conserving physiological compromise of desert insects. *European Journal of Entomology*, 93, 359–368.

ANEXOS

Anexo 1. Registro de temperatura y humedad relativa en el Antisana a 4507 msnm (Antisana Cascada) y a 4870 msnm (Antisana Glaciar). Registros de Datalogger seteado para registrar los parámetros ambientales cada 30 minutos. Registro desde el 20 de enero de 2020 hasta el 30 de julio de 2020.

