

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Importancia del río glaciar en la diversificación de comunidades de carábidos
de altura, bajo un contexto de cambio climático.**

**Disertación previa a la obtención del título de Licenciado
en Ciencias Biológicas**

FERNANDO JOSUÉ FRANCO SALGADO

Quito, 2020

CERTIFICACIÓN

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Fernando Josué Franco Salgado ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Álvaro Barragán', is centered on the page. The signature is written in a cursive style with a horizontal line crossing through it.

M. Sc. Álvaro Barragán
Director de la Disertación
Quito, 20 de octubre de 2020

DEDICATORIA

*A mis abuelos, Gerardo y Clarita,
trasmisores de amor y humildad.*

*A mis padres,
por la entereza y guianza fundamental en un camino lleno de vicisitudes.*

*A mis hermanos,
por su invaluable apoyo y cariño.*

*A la vida y las montañas,
como inspiradores perpetuos de conocimiento.*

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, a mi abuela Clara Chulde, por el inmenso amor y motivación al apego con la vida natural. A mi abuelo, Gerardo Salgado, por el legado ineludible de resiliencia y fortaleza. A mis Padres, Willan y Lucy, por su inagotable amor, comprensión y ejemplo. A mis hermanos, Vladimir y Martín, por el aprendizaje y la enseñanza.

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), por los años de instrucción, formación y personal académico comprometido con la ciencia.

Al Fondo para la protección del Agua (FONAG), por el financiamiento y las facilidades para el desarrollo del proyecto.

Al Museo de Zoología de la PUCE, sección invertebrados, por el apoyo logístico, intelectual y físico.

A M. Sc. Álvaro Barragán y Pierre Moret por su tiempo, conocimiento y principales mentores de este trabajo, y excelente calidad humana.

A M. Sc. Carlos Carpio, por la colaboración con su experiencia en análisis estadísticos.

A la Dra. María Fernanda Checa y Dra. Verónica Crespo como parte del directorio.

A mis asistentes de campo y laboratorio, elementos clave en el desarrollo del proyecto, soportando situaciones climáticas adversas, cansancio y sustos.

A los guardaparques y personal del Ministerio del Ambiente del Área de conservación Antisana y Reserva Ecológica Antisana, por la logística.

A mis amigos y compañeros de academia, como complemento y enriquecedores de experiencias a lo largo de la vida.

LISTA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	IV
LISTA DE FIGURAS.....	VII
LISTA DE TABLAS.....	VIII
LISTA DE ANEXOS.....	IIX
1. RESUMEN.....	1
2. <i>ABSTRACT</i>	3
3. INTRODUCCIÓN.....	5
3.1. PÁRAMO.....	5
3.2. ESCARABAJOS DE TIERRA: CARABIDAE.....	6
3.3. PERTURBACIÓN DEL HÁBITAT Y RÍOS.....	8
3.4. OBJETIVOS.....	11
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
4.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
4.2. METODOLOGÍA Y FASE DE CAMPO.....	13
4.3. FASE DE LABORATORIO E IDENTIFICACIÓN DE ESPECÍMENES.....	16
4.4. ANÁLISIS DE DATOS.....	16
5. RESULTADOS.....	19
6. DISCUSIÓN.....	28

7. CONCLUSIONES	34
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
9. ANEXOS	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ladera sur-occidental volcán Antisana y retroceso glaciar.....	10
Figura 2. Volcán Antisana.....	12
Figura 3. Delimitación del área de estudio.....	13
Figura 4. Puntos de muestreo.....	14
Figura 5. Metodología <i>Pitfall trap</i>	15
Figura 6. Curva de acumulación de especies de los cuatro puntos de muestreo en trampas <i>Pitfall</i>	20
Figura 7. Diversidad alfa (α) en puntos AR, AL, BR y BL en trampas <i>Pitfall</i>	21
Figura 8. Índice de Jaccard para AR, AL, BR y BL.....	22
Figura 9. Correlación riqueza de especies, abundancia de especies y Humedad relativa (HR).....	23
Figura 10. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (Humedad relativa y Temperatura) en punto AR.....	24
Figura 11. Especies importantes en porcentaje de disimilitud (SIMPER).....	26
Figura 12. NMDS comunidades de Carabidae en puntos AR, AL, BR y BL.....	27
Figura 13. Carabidae ripícola en microhábitat, producto del Río Crespo.....	30
Figura 14. Cópula y larva de Carabidae.....	32

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Compendio de especies de Carabidae en el estudio. La abundancia de especies por punto de muestreo en trampas <i>Pitfall</i>	19
Tabla 2. Diversidad beta.....	22
Tabla 3. Análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER).....	25
Tabla 4. Análisis ANOSIM.....	27

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Vista del Programa HOBOWare.....	45
Anexo 2. Compendio de especies de Carabidae en Búsqueda activa.....	45
Anexo 3. Curva de acumulación de especies.....	46
Anexo 4. Curva de acumulación de especies sin especies raras o <i>singletons</i>	46
Anexo 5. Correlación riqueza de especies, abundancia de especies y temperatura)	47
Anexo 6. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (temperatura y humedad relativa) en punto AL.....	47
Anexo 7. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (temperatura y humedad relativa) en punto BR.....	48
Anexo 8. Relación entre altitud, superficie del páramo y diversidad específica de Carabidae en Ecuador.....	48
Anexo 9. Curva de acumulación de especies en trampas Pitfall, con extrapolación de tamaño de muestra.....	49

1. RESUMEN

En los Andes tropicales, como en varias regiones montañosas del mundo, los Carabidae son componentes importantes de ecosistemas terrestres. Este grupo de escarabajos se ha especializado y adaptado al páramo, con alto endemismo y sensibilidad medioambiental; tomando en cuenta que son especies estenotermas. El cambio climático se ha intensificado en las últimas décadas en todo el mundo, pero con mayor énfasis en los trópicos, con efectos directos sobre los glaciares y la biota alto andina, como las poblaciones de Carabidae.

El presente estudio se realizó en la ladera suroccidental del volcán Antisana-Ecuador, en las cercanías del Río Crespo, para entender la dinámica de las comunidades de Carabidae en relación a tres variables: influencia del río glaciar, altitud y estacionalidad. Para ello, se recolectaron carábidos utilizando dos metodologías: trampas *Pitfall* y búsqueda activa. Se establecieron cuatro puntos de muestreo a los 4200 y 4500 msnm, en áreas cercanas y lejanas al Río Crespo: alto cerca del río (AR), alto lejos de río (AL), bajo cerca del río (BR) y bajo lejos del río (BL). La fase de campo duró siete meses con períodos de recolección de muestras cada 15 días, desde junio hasta diciembre de 2018. Se recolectaron 2310 individuos de 16 especies. La curva de acumulación de especies no se estabiliza en trampas *Pitfall*, posiblemente por especies *singletons* en los puntos AR y BR. El punto cerca del río a los 4500 msnm (AR) tiene el valor más alto en diversidad alfa (α); en diversidad beta (β) el valor más bajo está en los puntos AR y alto lejos del río (AL), interpretándose como el sitio con mayor grado de especies compartidas. En el análisis de disimilitud o SIMPER se identificaron dos especies relevantes, *Dyscolus rotundiceps* y *Bembidion chimborazonum*, que caracterizan áreas cercanas a los ríos, contribuyendo en mayor porcentaje a la diferenciación de las comunidades de Carabidae. Los resultados de NMDS y ANOSIM muestran que el nivel de diferenciación entre comunidades es dinámico, con las comunidades de los cuatro puntos de muestreo similares en agosto, pero ligeramente diferenciadas en diciembre, especialmente AR.

Una de las mayores evidencias de alteración ecosistémica es la movilización de poblaciones. Se encontraron rangos de distribución con modificaciones desde la última actualización en 2005. *Blennidus liodes* y *Bembidion chimborazonum* podrían haber ascendido 300 y 100 metros, respectivamente, en la ladera sur occidental del Antisana; sin un registro previo para este lado del Antisana, se utilizó la información generalizada de otras montañas. También, se reporta a *Dyscolus megacephalus* en sitios más altos y húmedos, y a *Dyscolus diopsis* con una escasa abundancia para esta área del Antisana. La presencia y el número de individuos podría ser un indicativo de alteración ecosistémica.

El estudio indica una mayor diversidad de Carabidae en los ríos, en las comunidades AR y BR, y una mayor diversidad beta sobre los 4500 msnm. Por otro lado, la estacionalidad (temperatura y humedad relativa) no afectaría directamente a la diversidad de Carabidae, pero las condiciones de microhábitat incidirían con mayor fuerza en el establecimiento de poblaciones. Finalmente, el río glaciar puede funcionar como diversificador, refugio e incluyente de sistemas tróficos en poblaciones de carábidos de altura.

Palabras clave: Carabidae, cambio climático, endemismo, estenotermo, río glaciar.

2. ABSTRACT

In the tropical Andes, as in several mountainous regions around the world, Carabidae are important components of terrestrial ecosystems. This group of beetles has specialized and adapted to the paramo, with high endemism and environmental sensitivity; knowing that they are stenothermal species. Climate change has intensified in recent decades worldwide, but with greater emphasis in the tropics, with direct effects on glaciers and high Andean biota, such as Carabidae populations.

The present study was conducted on the southwestern hillside of the Antisana volcano, Ecuador, near the Crespo stream, to understand the dynamics of the Carabidae communities in relation to three variables: influence of the glacial river, altitude and seasonality. To do this, Carabids were collected using two methodologies: Pitfall traps and active search. Four sampling points were established at 4200 and 4500 meters above sea level, in areas near and far from the Crespo River: high near the river (AR), high far from the river (AL), low near the river (BR) and low far from the river (BL). The field phase lasted seven months with sample collection periods every 15 days, from June to December 2018. A total of 2310 individuals of 16 species were collected. The species accumulation curve is not stabilized in Pitfall traps, possibly by singletons in the AR and BR points. The point near the river at 4500 masl (RA) had the highest value in alpha diversity (α); in beta diversity (β) the lowest value is in the RA and high points far from the river (AL), being interpreted as the site with the highest degree of shared species. In the dissimilarity analysis or SIMPER, two relevant species were identified, *Dyscolus rotundiceps* and *Bembidion chimborazonum*, which characterized areas close to rivers, contributing in greater percentage to the differentiation of Carabidae communities. The results of NMDS and ANOSIM show that the level of differentiation between communities is dynamic, with the communities of the four sampling points similar in August, but slightly differentiated in December, especially RA.

One of the great evidences of ecosystem alteration is the mobilization of populations. Distribution ranges were found with modifications since the last update in 2005. *Blennidus liodes* and *Bembidion chimborazonum* could have climbed 300 and 100 meters, respectively, on the southwestern hillside of the Antisana; without a previous record for this side of the Antisana, generalized information from other mountains was used. Also, *Dyscolus megacephalus* is reported in higher and more humid sites, and *Dyscolus diopsis* is reported to be in scarce abundance for this area of the Antisana. The presence and number of individuals could be an indication of ecosystem alteration.

The study indicates a higher diversity of Carabidae in the rivers, in the AR and BR communities, and a higher beta diversity above 4500 masl. On the other hand, seasonality (temperature and relative humidity) would not directly affect Carabidae diversity, but microhabitat conditions would have a stronger influence on population establishment. Finally, the glacial river can function as a diversifier, refuge and inclusive of trophic systems in high altitude Carabidae populations.

Key words: Carabidae, climate change, endemism, stenotherms, glacial river.

3. INTRODUCCIÓN

3.1. PÁRAMO

En los ecosistemas de altura, los páramos se extienden desde, aproximadamente, los 3400 msnm hasta la frontera con las nieves perpetuas, a 4800 msnm (Sklenář y Jørgensen, 1999). Están constituidos por elementos y variables ecológicas únicas, como una temperatura media baja, sin fluctuaciones marcadas a través del año, con variaciones drásticas a lo largo del día (Ramsay, 2001). Aunque la precipitación es baja, la tasa de humedad relativa es alta con fuertes vientos y alta radiación solar. Estas condiciones abióticas extremas han favorecido la prevalencia de vegetación herbácea, arbustos micrófilos, rosetas acaulescentes, almohadillas (Jorgensen y León-Yáñez, 1999) y de un sinnúmero de animales adaptados a estos ambientes. El páramo, es uno de los ecosistemas más expuestos al fenómeno del cambio climático, así como para la comunidad de organismos que allí habitan. Como el estudio de Morueta-Holme et al. (2015) en el Chimborazo, tras los históricos registros de Alexander von Humboldt en 1802. Los investigadores registraron un desplazamiento ascendente del límite superior de vegetación, con más de 500 metros en 210 años; contrarrestado con la revisión de Moret, Muriel, Jaramillo y Dangles (2019) en el Antisana, con una ascensión de 216 a 266 m, en 215 años. De cualquier manera, existe modificación de rangos de distribución de especies, y estos estudios proponen al CC como protagonista. Algunas predicciones climáticas para los Andes tropicales del norte, indican un aumento de 4°C en las regiones más altas para finales del siglo XXI (Diaz, Bradley y Ning, 2014; Urrutia y Vuille, 2009); estos son datos perjudiciales para ecosistemas alto andinos, tomando en cuenta lo sensible que puede llegar a ser la biota del sitio.

La altitud es un factor determinante en la composición de comunidades bióticas. En flora se sabe que muchas especies responden a las condiciones que genera el aumento de la altitud, restringiendo sus rangos de distribución y disminuyendo su cobertura y diversidad. Sin embargo, en algunos ecosistemas de altura, el super páramo, definido como el piso vegetal entre límite superior del páramo herbáceo, y el límite inferior del piso gélido (Ramsay,

1992), puede ser más diverso que el páramo de pajonal; en este ambiente menos hospitalario, los micrositios favorecen la prevalencia de las especies (Sklenár y Ramsay, 2001). En este sentido, la fauna, específicamente los Carabidae (Insecta: Coleoptera), responderán al ambiente estresante de maneras similares: modificando el rango de distribución, diversidad o comportamiento; la respuesta dependerá del grado de especialización ecológica, la tolerancia fisiológica y el tiempo de respuesta al cambio climático (Moret, Aráuz, Gobbi y Barragán, 2016). Para analizar estas respuestas se deben seleccionar áreas que reaccionen rápido a la intensidad de cambio y donde las comunidades de Carabidae estén expuestas a factores bióticos y abióticos, que aparentemente incidan en su composición (Gobbi et al., 2007), como las partes altas de los Andes tropicales.

3.2. ESCARABAJOS DE TIERRA: CARABIDAE

Carabidae, familia descrita por Latreille en 1802, es uno de los grupos de escarabajos más diversos y numerosos dentro del orden Coleoptera, suborden Adephaga; con excepción de la Antártida, se distribuyen geográficamente por todos los ecosistemas terrestres (Erwin, 1985). De acuerdo con algunos autores se reconocen aproximadamente 40.000 especies, cerca de 2000 géneros y 85 tribus de carábidos alrededor del mundo (Roig y Dominguez, 2001; Arenas y Posso, 2018; Erwin, 1984); de estas, 4600 especies se encuentran en Sudamérica, repartidas en 51 tribus y 335 géneros (Roig y Dominguez, 2001). En la región tropical de Sudamérica, como en Ecuador, los avances del conocimiento taxonómico y biología de este grupo de escarabajos (Erwin, 1991), ha sido notable en las últimas décadas. Un ejemplo, es el aporte de Moret (2005), con su monografía: “Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. Sistemática, ecología y biogeografía”. Para los páramos ecuatorianos se registran 208 spp. de Carabidae y 20 spp. en proceso de identificación; todas estas especies viven sobre los 3500 metros de altura, con algunas excepciones (Moret, 2005, 2009; Moret y Murienne, 2020).

Los adultos de muchas especies de Carabidae, son generalmente corredores rápidos, nocturnos, depredadores de otros artrópodos o huevos de insectos (Erwin, Micheli y Chaboo, 2015). De esta forma, juegan un rol preponderante dentro de las comunidades de

invertebrados del suelo, influyendo en gran medida al equilibrio ecosistémico (Lovei y Sunderland, 1996; Moret, 2005). Evolutivamente, son un grupo muy especializado (Erwin, 1984). Algunas especies han prevalecido a la severidad del páramo, con adaptaciones propias, como la reducción del tamaño corporal (especialmente *Bembidion*), melanismo y rufinismo, menor iridiscencia e inhibición del vuelo; esta última adaptación alberga al menos al 96% de Carabidae del páramo (Moret, 2005). Las especies braquípteras o micrópteras han reducido el segundo par de alas, lo que hace imposible el vuelo (Lövei y Sunderland, 1996). Esta condición es conveniente en sitios con bajas temperaturas, rarefacción del oxígeno y fuertes vientos y no solo les condiciona a una vida terrestre, si no también permite distinguir zonas de endemismo, provocada por su baja dispersión (Moret, 2005).

Las poblaciones de Carabidae, como muchas especies en los Andes tropicales (Báez, Jaramillo, Cuesta y Donoso, 2016), pueden ser sensibles a la temperatura, humedad y radiación solar, y ante estos factores, sus rasgos comportamentales responderán a mejores condiciones; durante el día, los carábidos permanecen ocultos bajo rocas o entre la vegetación, y encuentran actividad a primeras horas de la noche (Moret, 2005). Los escondrijos funcionan como refugios térmicos e hídricos, ante la inclemencia del ambiente exterior. Acondicionamiento también llamado, microhábitat. Dicha sensibilidad, sumado al cambio de ensamblaje de especies tras el retroceso glaciario, convierten a los Carabidae en potenciales bioindicadores en los Andes y varias montañas del mundo, como ha sido reportado en algunos estudios (Gobbi et al., 2007; Rainio y Niemela, 2003; Desender, Dufrêne y Maelfait, 1994; Dajoz, 2002; Moret et al., 2016).

A pesar de ser uno de los grupos de Coleoptera mejor estudiados, con amplio conocimiento en diversidad biológica, etología, historia evolutiva, ecología (conservación de áreas, ecología de comunidades, inferencias biogeográficas y fragmentación de hábitat) (Erwin, Ball, Whitehead y Halpern, 1979; Davies y Margules, 1998; Moret, 2005); algunos aspectos de su biología e interacciones ecosistémicas se desconoce.

3.3. PERTURBACIÓN DEL HÁBITAT Y RÍOS

La composición de comunidades de Carabidae y la variación en factores climáticos (temperatura, humedad relativa) pueden estar mediados por procesos naturales de estacionalidad y por efectos de cambio climático (CC); estas fluctuaciones medioambientales podrían influenciar la riqueza y abundancia de los escarabajos, y así, jugar un papel importante en la dinámica poblacional. También el establecimiento de las comunidades puede estar direccionado al recurso alimenticio (Moret et al., 2016). En general, las especies responden al estrés medioambiental mediante tres mecanismos: evitar, conformar o regular, para llegar a la homeostasis. Los organismos que evitan el estrés tienen mecanismos para alejarse del problema ambiental, en espacio o tiempo, sin modificar su fisiología. Los organismos conformistas, o también poiquiloterms cambian las condiciones internas, de acuerdo a las condiciones ambientales (externas) y los organismos reguladores mantienen las condiciones internas, independientemente de la variación ambiental (exterior) (Willmer, Stone y Johnston, 2000). En este contexto, los insectos son organismos ectotermos, y poiquiloterms al ambiente; pero también podrían evitar las condiciones de un entorno estresante. Un ejemplo, podría ser el carábido *Dyscolus diopsis*, en el volcán Pichincha, en donde sus poblaciones han desplazado la base de su rango altitudinal en más de 200 m, desde las colecciones que Edward Whymper realizó a finales del siglo XIX (Moret et al., 2016). Por lo tanto, el cambio en las condiciones medioambientales, que aumente el estrés habitual, podría afectar a la diversidad de este grupo de insectos (Buytaert, Cuesta-Camacho y Tobón, 2011) y del ecosistema en general. Los ecosistemas de altura, hasta los límites glaciares, presentan como principales grupos bióticos a Carabidae y Chironomidae, estos taxa son importantes en la composición de hábitats terrestres y acuáticos (Kaufmann, 2001) y son pioneros en la colonización de terrenos recientemente deglaciados (Moret, Barragán, Moreno, Cauvy-Fraunié y Gobbi, 2020), inclusive mucho antes que las plantas; pero con baja capacidad de dispersión, con rangos de distribución restringidos y una baja plasticidad ante eventos adversos (Lencioni y Gobbi, 2018). La crítica situación medioambiental que atraviesa el planeta en las últimas décadas, acentuando en los glaciares tropicales (Zawierucha y Shain, 2019), han puesto en riesgo a la biota altoandina.

Los cuerpos de agua, incluyendo los ríos glaciares, promueven el acondicionamiento de hábitats, favorecen la diversidad biológica e inclusive, proveen servicios ecosistémicos para el hombre (Bucher, Castro y Floris, 1997). Las corrientes de montaña, como las andinas, han favorecido un entorno heterogéneo para una biota especializada y selectiva de acuerdo al gradiente altitudinal (Crespo-Pérez, Andino, Espinosa, Dangles y Jacobsen, 2016), pero cada vez más amenazada (Jacobsen, Milner, Brown y Dangles, 2012). Las múltiples interacciones de los ríos, pueden promover redes de transferencia de energía, redes tróficas (Wilhelm, Singer, Fasching, Battin y Besemer, 2013), con individuos transitorios, circundantes o estrictos de ríos; como las algas que incorporan producción primaria al sistema, o carábidos que se alimentan de macroinvertebrados en el lecho del río (Benateau, Gaudard, Stamm y Altermatt, 2019; Lencioni y Gobbi, 2018).

Por otro lado, la disminución del área glaciar afecta significativamente el régimen hidrológico de los ríos (Cáceres et al., 2006) y de los ambientes fluviales, con una posterior alteración del hábitat. Uno de los síntomas de disminución del hielo es un volumen bajo de escorrentía de los glaciares (Baraer et al., 2012), con efectos sobre la biodiversidad acuática y ribereña, incluso poniendo en peligro crítico o produciendo la eventual extinción de especies, si los aportes de agua de origen glaciar se reducen o se pierden por completo (Figura 1) (Jacobsen et al., 2012). Tomando en cuenta que la relación de los carábidos a estos ambientes acuáticos es poco clara, dilucidar esta interacción mejoraría el conocimiento ecológico y afianzaría a estos coleópteros como bioindicadores de CC (Gobbi et al., 2007).

El retroceso glaciar es un tópico a escala mundial, la mayoría empezó su reducción hace 160 años, a finales de la “Pequeña Edad de Hielo”. En las últimas cuatro décadas este proceso ha tenido un catalizador: el cambio climático (CC) (Rabatel et al., 2017). Este fenómeno amenaza a los recursos hídricos, biodiversidad, servicios ecosistémicos y la población humana (Milner et al., 2017). Varios estudios reflejan los impactos negativos del CC para la diversidad biológica de la región, con observaciones y modelos predictivos se reporta contracción de rangos de distribución, y efectos negativos sobre la densidad de especies andinas (Báez et al., 2016). También, alteración de la diversidad funcional de comunidades de invertebrados acuáticos (Jacobsen et al., 2014; Crespo-Pérez et al., 2020).

Algunas especies posiblemente estén en peligro crítico o podrían llegar a la extinción (Jacobsen et al., 2012); una de las evidencias más fuertes es la tasa de migración ascendente de las especies, esto afecta la diversidad de especies, las interacciones interespecíficas y la persistencia del ecosistema como tal (Morueta-Holme et al., 2015; Feeley et al., 2011; Moret et al., 2016).



Figura 1. Ladera sur-occidental volcán Antisana y retroceso glaciar. Laguna formada por la escorrentía del glaciar 12 del Antisana y nacimiento del Río Crespo (Orellana, 2018).

3.4. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

- Evaluar la influencia de los ríos glaciares, el gradiente altitudinal y la estacionalidad en la composición de las comunidades de carábidos en el páramo del Antisana, bajo un contexto de cambio climático.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Determinar la influencia del río glaciar en la composición de comunidades de carábidos.
- Determinar la influencia de la gradiente altitudinal en la composición de comunidades de carábidos.
- Correlacionar la estacionalidad y la diversidad de las comunidades de carábidos, a través del tiempo.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Ecológica Antisana (REA) y el Área de Conservación Hídrica Antisana (ACHA), están localizadas en la cordillera oriental o cordillera real de los Andes ecuatorianos. En su dominio se encuentra el volcán Antisana (5758 msnm) e importantes cuencas de ríos que descienden al Amazonas. Administrativamente forma parte del cantón Archidona, provincia del Napo (Rivera-Rossi, 2007). El área incluye algunos ecosistemas como herbazal y arbustal siempreverde subnival de páramo, herbazal inundable de páramo, súperpáramo y herbazal de páramo, éste último representa una tercera parte del área total de la reserva (Aguirre, Torres y Velasco, 2013; Fonag, 2017). Los puntos de muestreo fueron ubicados en el flanco sur-occidental de volcán Antisana (Figura 2), cerca al Río Crespo, en distintos ecosistemas para encontrar diferencias entre comunidades.



Figura 2. Volcán Antisana. Fotografía de la ladera sur-occidental del volcán Antisana (Restrepo, 2018).

4.2. METODOLOGÍA Y FASE DE CAMPO

Se establecieron cuatro puntos de muestreo a 4200 y 4500 msnm, cerca y lejos al Río Crespo, aprox. a 1 y 100 m de distancia, respectivamente. Puntos o estaciones de muestreo: alto cerca del río (AR) a 4547 msnm ($0^{\circ}29' 33.1''S$; $78^{\circ}10'8.5''W$), alto lejos del río (AL) a 4550 msnm ($0^{\circ}29' 35.5''S$; $78^{\circ}10'10.6''W$), bajo cerca del río (BR) a 4208 msnm ($0^{\circ}29' 44.5''S$; $78^{\circ}11'53''W$) y bajo lejos del río (BL) a 4218 msnm ($0^{\circ}29' 46.2''S$; $78^{\circ}11'52.5''W$) (Figura 3).

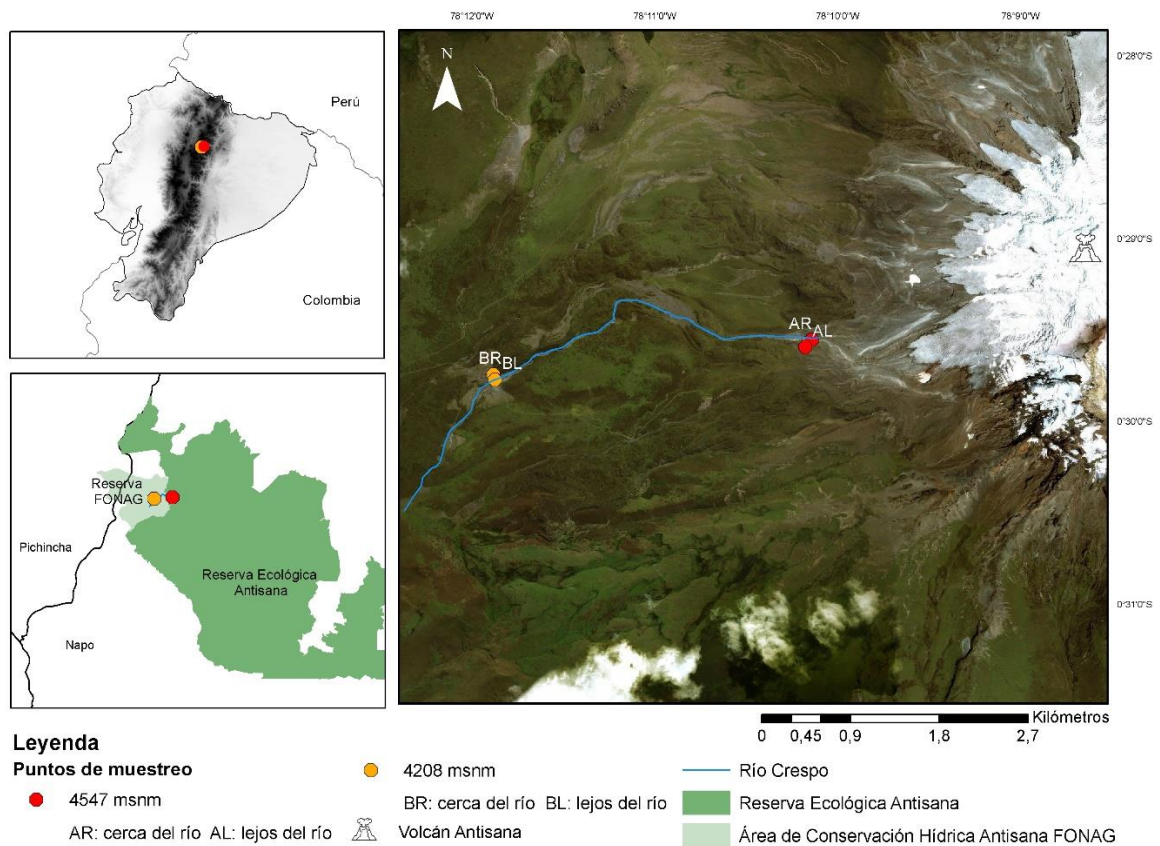


Figura 3. Delimitación del área de estudio. Ubicación de puntos de muestreo.

El punto de muestreo AR se caracteriza principalmente por pedregales y arena, con influencia directa del río glaciar. El punto AL consta de páramo herbáceo con piedras sueltas

distribuidas por todo el lugar. El punto BR es un área abierta, con almohadillas, hierbas, piedras sueltas e influencia del río glaciar. El punto BL está dominado por páramo de pajonal y escasas piedras (figura 4). En cada punto recolectaron carábidos utilizando el método de captura *Pitfall traps* y búsqueda activa (BA), cada 15 días desde el 14 de julio del 2018, hasta el 15 de diciembre de 2018, con un total de 12 muestreos en siete meses.



Figura 4. Puntos de muestreo. (a) punto cerca del río a 4547 msnm, denominado AR. (b) punto lejos del río a 4550 msnm, denominado AL. (c) punto cerca del río a 4208 msnm, denominado BR. (d) punto lejos del río a 4218 msnm, denominado BL.

El trampeo de caída o *Pitfall* tiene la ventaja de ser económico, fácil de implementar y adecuado para la comparación cuantitativa y estudios ecológicos minuciosos (Gobbi et al., 2018). En la instalación de la trampa se utilizan vasos de plástico (7 cm de diámetro superior), con 2/3 de vinagre blanco para preservar los especímenes (Gobbi, Fontaneto y De Bernardi, 2006). Cada trampa se cubrió con un plato de plástico ubicado a unos tres centímetros por encima de la trampa, con el fin de limitar el ingreso de agua de lluvia; además, se hicieron dos pequeños orificios, aproximadamente 2 cm bajo la boca del vaso para permitir que el

exceso de agua se escurra (Brandmayr, Zetto Brandmayr y Pizzolotto, 2005). En cada uno de los 4 puntos de muestreo se colocaron 6 trampas *Pitfall*, con una separación de 10 metros entre ellas; es decir, se establecieron 24 trampas en el área de estudio. En los puntos de muestreo cerca al río se trató de mantener la distancia de 1 m, las trampas fueron ubicadas lo suficientemente cerca del río, sin comprometerlas por el aumento de caudal. (Figura 5);. Después de la recolección del material, las trampas fueron instaladas nuevamente y permanecieron funcionales hasta la próxima visita. La búsqueda activa de carábidos se realizó posterior a la revisión de trampas *Pitfall*. Esta metodología es rápida, económica y permite obtener inventarios de diversidad. Se basa en el esfuerzo de muestreo bajo piedras, entre la vegetación o en sitios que funcionen como escondites, por 40 minutos por una persona o 20 minutos entre dos (Gobbi et al., 2018).

Desde el inicio de la fase de campo el 29 de junio de 2018, hasta la última salida de muestreo, el 15 de diciembre de 2018, se tomaron datos de temperatura y humedad del aire en los cuatro puntos de muestreo, utilizando *Data loggers* HOBO U23 Pro v2.



Figura 5. Metodología trampas *Pitfall*. Trampas ubicadas aproximadamente a 1 metro del río.

4.3 FASE DE LABORATORIO E IDENTIFICACIÓN DE ESPECÍMENES

Las muestras obtenidas en campo, fueron etiquetadas dentro de fundas plásticas con cierre y trasladadas al Museo de Zoología de la Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), sección invertebrados. Las muestras fueron procesadas en tres pasos: lavado de muestras y separación de sedimentos/materia orgánica, separación selectiva de carábidos e invertebrados en frascos y preservación de especímenes en alcohol. Tanto los carábidos como los invertebrados fueron trasladados a tubos Eppendorf 1.5ml en alcohol al 75%, y posteriormente clasificados en morfotipos y especies. La identificación taxonómica de los especímenes se realizó con la clave taxonómica de Moret (2005); este procedimiento es de suma importancia para los análisis de diversidad y composición de comunidades.

4.4 ANÁLISIS DE DATOS

Se tabuló la información en tablas de Excel de acuerdo a especies y al número de individuos obtenidas por trampa, en cada muestreo quincenal, para las dos metodologías; con esta información se realizó un compendio de la totalidad del estudio. Los análisis fueron enfocados a la información obtenida de trampas *Pitfall*, ya que permitía tener una idea más clara sobre la diversidad, en el número de especies, repeticiones por punto de muestreo e información periódica constante.

La curva de acumulación de especies se obtuvo para las dos metodologías, en los cuatro puntos de muestreo, mediante el programa PAST v.3.25. y iNEXT (Chao, Ma y Hsieh, 2016). Este análisis permite medir la representación del esfuerzo de muestreo. Las curvas se generan con el esfuerzo de muestreo y el número de individuos por especie, o con el tamaño de la muestra. El esfuerzo de muestreo representa los cuatro puntos de muestreo por 12 repeticiones, es decir 48 unidades de muestrales (Chao y Jost, 2012). Adicionalmente, se analizó la cobertura o representatividad de la muestra, como una medida de completitud de la muestra. Este análisis se basa en el porcentaje total de individuos que pertenecen a las especies de la muestra, y el porcentaje de diferencia o déficit de cobertura,

es la probabilidad que el próximo individuo sea una especie diferente a las existentes en la muestra. Con la fórmula $C = 1 - \frac{f_1}{n_0}$, Donde, f_1 son los *singletons* o especies raras y n_0 es el tamaño de la muestra (Chao, Hsieh, Chazdon, Colwell y Gotelli, 2015).

Los índices de diversidad fueron analizados en Past v.3.25. La diversidad alfa (α) o diversidad local, se analizó a través del índice alfa de Fisher (α_F). Este índice tiene la facultad de incorporar en su análisis el número de individuos y el número de especies, generando valores fiables de diversidad (Condit et al., 1996). Para diversidad beta (β), se utilizó el índice de Whittaker, así se analizó las diferentes composiciones de comunidades de Carabidae. También se realizó un dendrograma o análisis Cluster con el índice de similitud Jaccard, para los cuatro puntos de muestreo en trampas *Pitfall*. Este índice cualitativo permite diferenciar las comunidades mediante presencia-ausencia de especies.

Se analizó la composición de comunidades de carábidos con un análisis de similitud (ANOSIM) y un análisis de escalamiento no-métrico multidimensional (NMDS) en PAST v.3.25. Los datos crudos fueron transformados a expresiones $\ln(x+0.5)$ y analizados con el índice de similaridad Morisita; con el mejor ajuste después de haber testeado otros índices. Se utilizó la abundancia de individuos por especie de las comunidades de los puntos AR, AL, BR y BL; elegimos el muestreo 4, correspondiente al 25 de agosto del 2018 y el muestreo 12, correspondiente al 15 de diciembre de 2018. Se determinó estos muestreos por la fidelidad de los datos, ya que hasta el muestreo 3 existía pérdida de trampas, y con el fin de constatar diferencias en la estacionalidad. También, se realizó un análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER) en PAST v.3.25., mediante las abundancias de individuos por especie de las comunidades de los puntos AR, AL, BR y BL, y analizados con el índice de Bray-Curtis. Este análisis permite identificar aquellas especies, que en promedio contribuyen en mayor medida a la diferencia entre grupos y similitud dentro de los grupos.

La información medioambiental se obtuvo por medio de *Data loggers*, y la lectura de datos se realizó con el software HOBOWare (Anexo 1). Después, se realizó la regresión lineal de temperatura y humedad relativa (HR) con la abundancia de individuos por especies de Carabidae, en cada punto (Gotelli y Ellison, 2004), por medio de Microsoft Excel 2019; para

aquello, se realizó un promedio quincenal para temperatura y Humedad relativa (HR), y se relacionó con la abundancia quincenal de individuos por especies de Carabidae. La riqueza no tuvo mayor fluctuación en el estudio, por lo que no se analizó. Finalmente, se realizó un gráfico de correlación de tres ejes en Microsoft Excel 2019, con riqueza de especies, abundancia y estacionalidad; se tomó el promedio diario de temperatura y HR con la diversidad de Carabidae. El gráfico muestra la diversidad en barras y la estacionalidad como línea continua.

5. RESULTADOS

A lo largo del estudio se recolectaron 2310 individuos de 16 especies; con las trampas Pitfall se recolectaron 1566 individuos de 16 especies (Tabla 1), y con la captura manual o búsqueda activa 744 individuos de 12 especies (Anexo 2). Los análisis tuvieron énfasis en la información de trampas *Pitfall*, por sus datos robustos y constantes.

Tabla 1. Compendio de especies de Carabidae en el estudio. La abundancia de especies por punto de muestreo en trampas *Pitfall*.

Especies	4500		4200		Total
	Cerca	lejos	cerca	lejos	
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	529	0	1	0	530
<i>Bembidion ANT2</i>	17	35	91	5	148
<i>Blennidus liodes</i>	0	199	127	9	335
<i>Blennidus antisanae</i>	6	39	11	3	59
<i>Pelmatellus andium</i>	4	55	15	0	74
<i>Dyscolus immodicus</i>	42	236	1	0	279
<i>Dyscolus megacephalus</i>	1	0	0	0	1
<i>Bembidion chimborazonum</i>	0	0	114	0	114
<i>Dyscolus diopsis</i>	1	0	0	0	1
<i>Dyscolus lucifuga</i>	3	0	0	0	3
<i>Dyscolus orthomus</i>	6	5	0	0	11
<i>Oxytrechus sp.</i>	1	2	0	0	3
<i>Dyscolus alpinus</i>	0	0	5	0	5
<i>Pelmatellus columbianus</i>	0	0	1	0	1
<i>Dyscolus oopterooides</i>	1	0	0	0	1
<i>Dyscolus fusipalpis</i>	1	0	0	0	1
Total	612	571	366	17	1566

Con las trampas *Pitfall* se obtuvieron cinco especies raras o *singletons* (especies encontradas una sola vez en el muestreo), con una cobertura de muestra de 99, 68 %, y el porcentaje de diferencia o falta de cobertura de 0, 31 %. Estos resultados indican una alta representatividad de la muestra; que, con la curva de acumulación de especies, se ratifica un esfuerzo de muestreo adecuado. En Búsqueda activa la curva tiende a estabilizarse o formar una asíntota, con 12 spp., y en trampas *Pitfall*. la curva no llega a estabilizarse, con

16 spp (Anexo 3). Sin embargo, al omitir las 5 spp. raras se obtiene una perfecta asíntota (Anexo 4). De la misma forma, se realizó la curva de acumulación de especies para los cuatro puntos de muestreo dentro de la metodología trampas *Pitfall*, indicando una curva asíntótica en 3 y 7 spp. para BL y AL, respectivamente y una curva que no llega a estabilizarse en AR y BR (Figura 6); este patrón se debe en gran medida al número de especies raras, que afectan negativamente a la estabilidad de la curva.

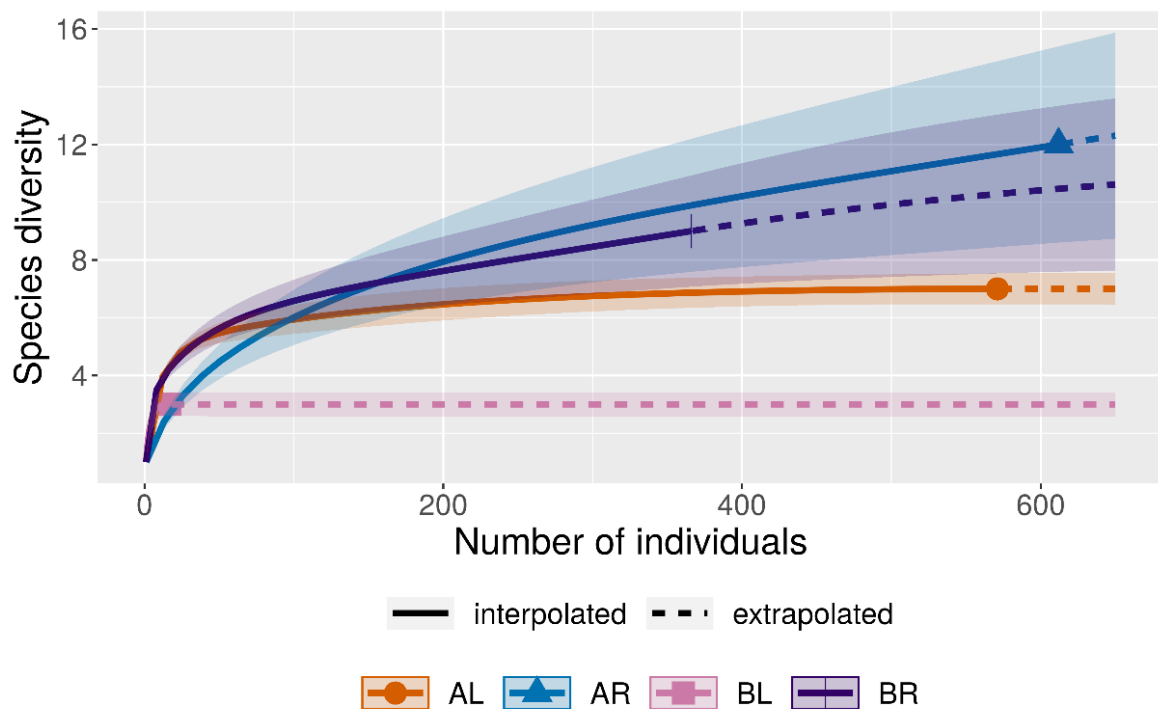


Figura 6. Curva de acumulación de especies de los cuatro puntos de muestreo en trampas *Pitfall*. La riqueza de especies y el tamaño de la muestra han sido analizados con un orden de diversidad $q=0$. La sombra de las trayectorias representa los intervalos de confianza del 95%.

En los análisis de diversidad alfa (α) (Figura 7), se localiza al punto alto cerca del río (AR), como el más diverso (2.116); seguidos del punto bajo cerca del río (BR), con un valor de (1.668); el punto alto lejos del río (AL), con un valor de (1.123) y punto bajo lejos del río

(BL), con un valor de (1.057). El punto BL es el menos diverso, situado en medio de pajonales, tuvo una ineficiencia en trampas *Pitfall*, en relación a los otros puntos de muestreo. Apenas se recolectaron 3 especies: *Bembidion* ANT2, *Blennidus liodes* y *Blennidus antisanae*; con 5, 9 y 3 individuos, respectivamente. Aunque, en una observación nocturna el 15 de diciembre del 2018, muchos carábidos forrajearon los caminos entre los pajonales.

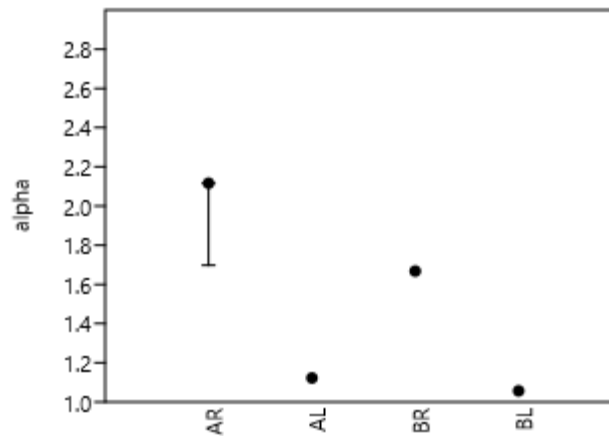


Figura 7. Diversidad alfa (α) en puntos AR, AL, BR y BL en trampas *Pitfall*.

En los análisis de diversidad beta (β) (Tabla 2), se encontró el valor más alto entre los puntos bajo cerca y lejos del río (BR-BL), y el valor más bajo entre los puntos altos cerca y lejos del río (AR-AL), con 0.37. Los valores altos indican que menos especies se comparten entre comunidades, es decir, el recambio o reemplazo de la composición de especies es mayor entre las comunidades de los puntos (AR-AL), y menor entre las comunidades (BR-BL) y (4200-4500). También, el análisis Cluster indica mayor similitud entre comunidades del punto AR y AL, y el punto BL como el más diferenciado de todos (Figura 8). Esto indica que la composición de comunidades de carábidos está más relacionada a la altitud, que a la influencia del río.

Tabla 2. Diversidad beta. Se ha tomado la diversidad de Whittaker como índice de diversidad beta, en donde, se analizó las comunidades AR- AL, BR-BL, 4200-4500, cerca y

lejos del río. Se comparten más especies en las comunidades AR-AL y cerca y lejos de río, 0.37 y 0.39, respectivamente.

	AR -AL	BR-BL	4200-4500	cerca-lejos
Whittaker	0,37	0,5	0,45	0,39

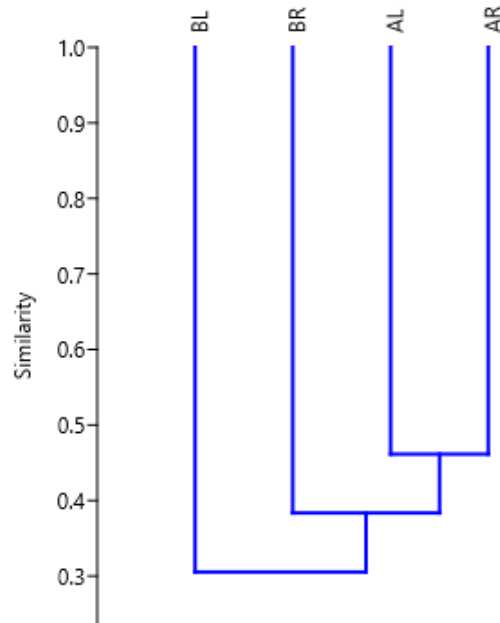


Figura 8. Índice de Jaccard para AR, AL, BR y BL. El análisis Cluster muestra las similitudes entre comunidades de los puntos de muestreo en trampas *Pitfall*.

En el análisis NMDS y ANOSIM entre las comunidades de los puntos AR, AL, BR y BL; existe una aparente dinámica en sus poblaciones, a través del año. La gráfica muestra a las comunidades no muy diferenciadas en agosto ($R= 0.193$, $p\text{-value}= 0.0004$), pero en diciembre con un ligero distanciamiento ($R= 0.4326$, $p\text{-value}= 0.0001$), especialmente la comunidad del punto AR (Figura 12; tabla 4).

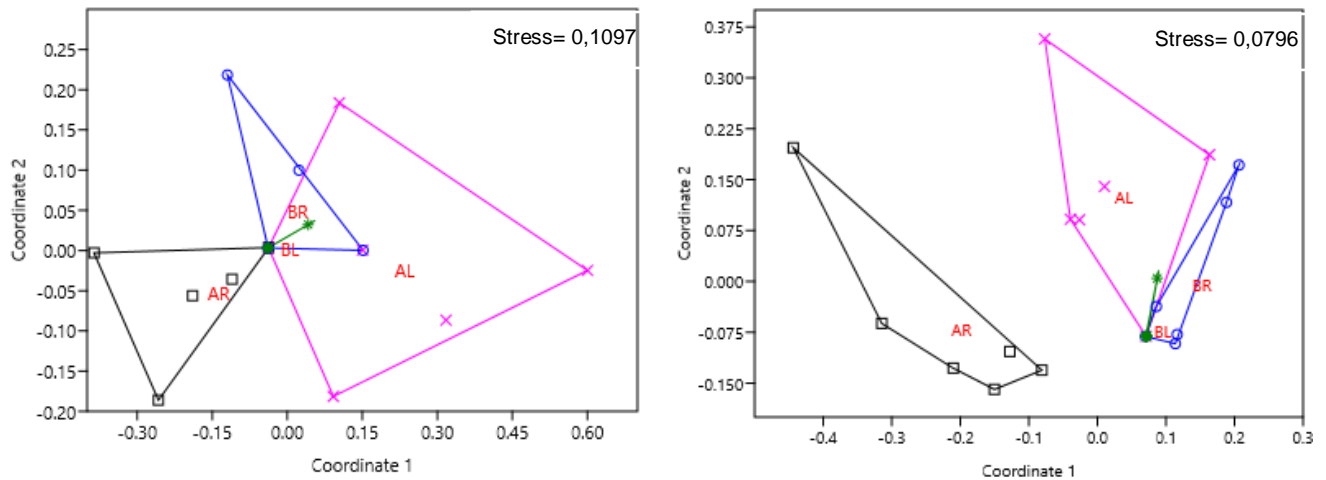


Figura 12. NMDS comunidades de Carabidae en puntos AR, AL, BR y BL. Izq:

Muestreo 4, con poca diferenciación entre las comunidades. Der: Muestreo 12, comunidad AR diferenciada.

Los valores en R cercanos a cero indican poca diferenciación y los valores cercanos a 1 indican conjuntos bien definidos. El ajuste de las gráficas NMDS es confiable, presentando valores de stress inferiores a 0.2. Es importante encontrar un índice de similitud que se ajuste a los datos.

Tabla 4. Análisis ANOSIM. ANOSIM para los puntos AR, AL, BR y BL.

ANOSIM	Muestreo 4	Muestreo 12
Permutation N:	9999	9999
Mean rank within:	117,7	91,78
Mean rank between:	144,3	151,5
R:	0,193	0,4326
p value (same):	0,0004	0,0001

En el análisis SIMPER. *Dyscolus rotundiceps*, *Bembidion chimborazonum* y *Dyscolus immodicus*, con 21,86, 20,05y 15,11 %, respectivamente; son las especies que en mayor porcentaje contribuyen a la diferenciación de las comunidades, tomando en cuenta la abundancia de las especies y la especificidad de sus poblaciones (Tabla 3). Las dos especies con mayor porcentaje de diferenciación, concentran sus poblaciones en las inmediaciones del Río Crespo (Figura 11). *D. rotundiceps* en el punto AR, con 529 individuos, y solamente 1 individuo en el punto BR. Para *B. chimborazonum* resulta un caso similar, su población se localiza solamente en el punto AR, con 114 individuos; esta especie se registró a 4208 msnm, casi 100 metros más alto desde el último registro de Moret (2005). También hay especies que se encuentran en todos los puntos, como *Blennidus antisanae*, que representan porcentajes intermedios de diferenciación, o especies que se encuentran una sola vez en el muestreo, como *Dyscolus fusipalpis*, que representan los porcentajes ínfimos de diferenciación.

Tabla 3. Análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER). Este análisis permite identificar las especies que en promedio contribuyen a la diferenciación de comunidades.

Taxon	Av. dissim	Contrib. %	Cumulative %
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	83,82	21,86	21,86
<i>Bembidion chimborazonum</i>	76,88	20,05	41,91
<i>Blennidus liodes</i>	57,93	15,11	57,02
<i>Dyscolus immodicus</i>	53,54	13,96	70,98
<i>Blennidus antisanae</i>	38,86	10,13	81,11
<i>Pelmatellus columbianus</i>	37,15	9,688	90,8
<i>Pelmatellus andium</i>	22,97	5,991	96,79
<i>Bembidion ANT2</i>	22,95	5,985	102,8
<i>Dyscolus megacephalus</i>	1,902	0,496	103,3
<i>Dyscolus alpinus</i>	1,253	0,3267	103,6
<i>Dyscolus orthomus</i>	-0,4983	-0,1299	103,5
<i>Dyscolus oopteroides</i>	-0,5148	-0,1343	103,3
<i>Dyscolus diopsis</i>	-1,018	-0,2654	103,1
<i>Dyscolus fusipalpis</i>	-1,243	-0,3241	102,7
<i>Dyscolus lucifuga</i>	-2,686	-0,7006	102
<i>Oxytrechus sp.</i>	-7,846	-2,046	100

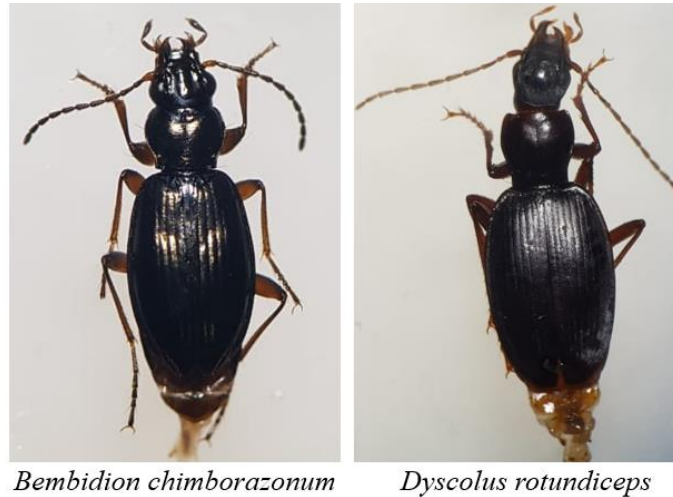


Figura 11. Especies importantes en porcentaje de disimilitud (SIMPER). *Dyscolus rotundiceps* y *Bembidion chimborazonum* contribuyen un porcentaje importante en diferenciar las comunidades de Carabidae.

En las gráficas de estacionalidad vs diversidad, la relación es inversa entre la humedad y la temperatura. La riqueza de especies no tiene una gran variación; pero la abundancia de las mismas es fluctuante durante el periodo analizado, y esta última se tomó como referencia para los análisis. El aumento del porcentaje de humedad relativa, no tiene relación con la abundancia de especies (Figura 9); aunque en los meses de octubre - diciembre haya cierta tendencia. La temperatura tampoco tuvo relación alguna con la diversidad (Anexo 5). Asimismo, la regresión lineal entre las abundancias de Carabidae y la estacionalidad (temperatura y humedad relativa) para cada punto de muestreo, tuvo una relación negativa; los valores en todas las regresiones lineales tienen un R^2 cercano a cero (Figura 10; Anexo 6 y 7). Los valores p para las mismas regresiones son mayores a α , por lo tanto, se acepta H_0 ; que refiere que las variables ambientales no afectan a la abundancia de Carábidae.

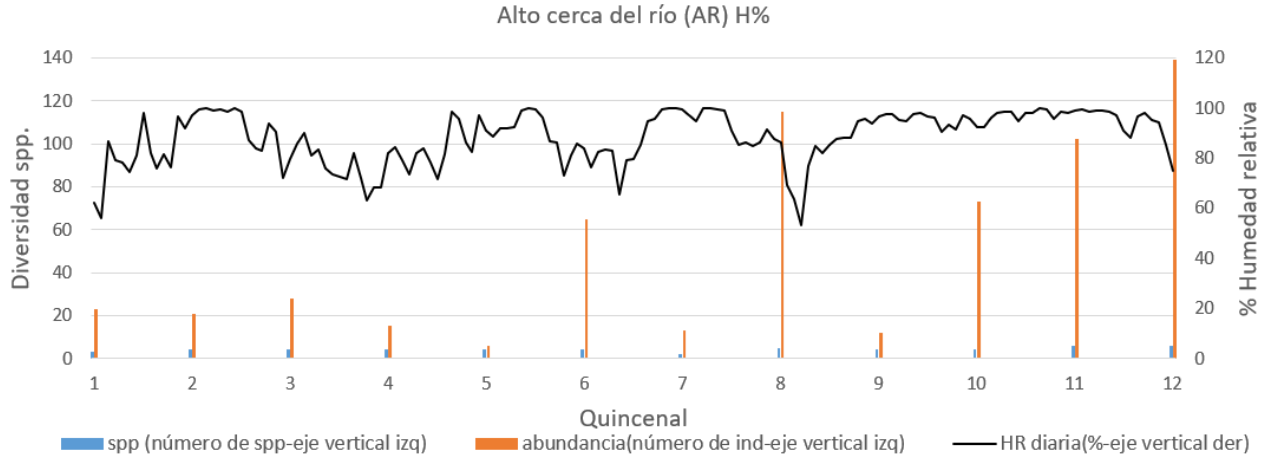


Figura 9. Correlación riqueza de especies, abundancia de especies y Humedad relativa (HR). Análisis de correlación diversidad vs HR en el punto alto cerca del río (AR). En el eje de X, son los muestreos cada quince días, se ha dispuesto: 1=14 de julio de 2018 al 12= 15 de diciembre de 2018. El eje de las Y izquierdo refleja la diversidad en números y el eje de las Y derecho el porcentaje de humedad relativa (HR).

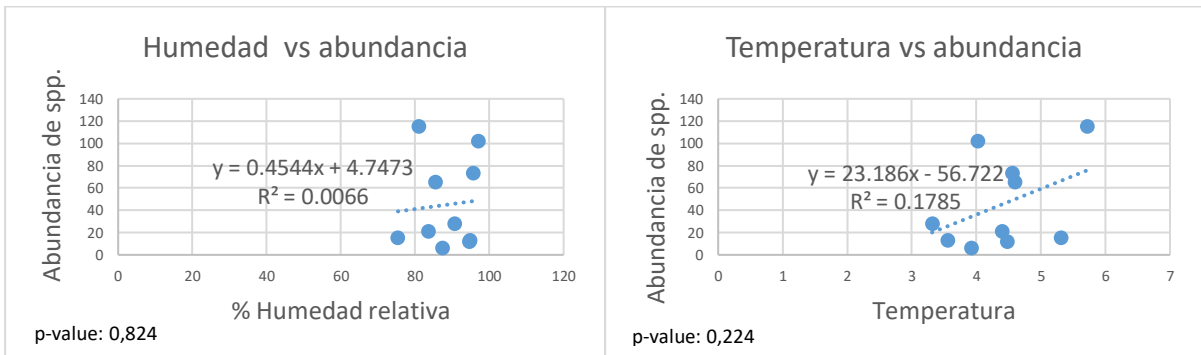


Figura 10. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (Humedad relativa y Temperatura) en punto AR. Los valores del coeficiente de determinación o R², son cercanos a 0, es decir, las variables ambientales no influyen directamente en la abundancia de carábidos en el área alto cerca del río (AR).

Finalmente, se registró posibles nuevos rangos de distribución en algunas especies, del 2005 al 2018 para el Antisana: *Blennidus liodes* con 199 individuos sobre los 4500 msnm, 300 metros más alto de lo reportado para el Antisana; *Dyscolus immodicus* con una mayor concentración de individuos (236 ind.) en AL, 150 metros más alto del último registro; *Dyscolus megacephalus* se registró solamente 1 individuo a 4526m en AR, no se ha vuelto a registrar en altitudes inferiores, como en 1880 por Whymper a 4060 m; *Dyscolus lucifuga* y *Dyscolus orthomus* se encuentran dentro de su rango de distribución general, pero con un registro más alto para esta localidad, a 4500 en AR y AL.

6. DISCUSIÓN

La diversidad y endemismo de Carabidae de los Andes ecuatorianos, y su interacción con el medio abiótico, han sido sujeto de estudio en las últimas décadas. Por ejemplo ¿Cómo la diversidad de Carabidae puede aumentar con la altitud? Si la regla ecológica dice lo contrario. Moret (2005) analizó la superficie del páramo (área disponible) y la diversidad en cada piso altitudinal, encontrando una relación positiva; la diversidad de especies de Carabidae aumenta con la altitud, hasta el superpáramo mixto donde empieza a decaer (Anexo 9). En esta zona fitoecológica comprendida entre 4200-4500 msnm aprox. (Jorgensen y Leon-Yanez, 1999), es un punto de inflexión biótico donde se concentró este estudio. Los puntos de muestreo se ubicaron casi en los límites de esta zona de transición, por esta razón algunas especies propias de subpáramo, como *Dyscolus alpinus* o del superpáramo, como *Dyscolus diopsis* están presentes. Las comunidades de Carabidae a 4500 msnm tienen mayor riqueza y número de individuos por especie, que a 4200 msnm (Tabla1). También en el análisis Cluster (Figura 8), los puntos AR y AI tienen una mayor relación. Esto podría sugerir a la altitud, como un factor disgregante en la composición de comunidades de Carabidae. Sin embargo, se debería establecer varios transectos consecutivos, en un rango altitudinal más amplio (Maveety, Browne y Erwin, 2011), para obtener aseveraciones más fuertes.

Los carábidos dominan las tierras altas en los Andes, las poblaciones se establecen en gran variedad de hábitats, como bosques montanos, páramos desiertos, humedales, herbazales o cerca de las nieves perpetuas (Moret, 2005); algunas especies están estrechamente relacionadas a microhábitats, y en casos específicos a ambientes acuáticos. Un estudio de Lencioni y Gobbi (2018), en los Alpes italianos, ponderan la alta biodiversidad relacionada a la modificación glaciaria, los investigadores determinaron una mayor riqueza de especies y una mayor diversidad taxonómica en sitios que recientemente perdieron su macizo glaciario; contrastando con sitios con pérdidas glaciares históricas (hace 160 años). Aparentemente, en los glaciares tropicales no sería el caso, Moret et al. (2020) concluyen que la diversidad biológica y la diferencia taxonómica no se relacionarían positivamente con la edad de desglaciaciones. Los autores enfatizan que el principal riesgo para las

comunidades es la “trampa de cumbre”, es decir, a la imposibilidad de seguir ascendiendo; un panorama aún lejano para el Antisana, pero no menos riesgoso.

Los ríos glaciares, como factor en estudio, podrían cambiar la estructura y función de comunidades bióticas frente a la alteración ecosistémica, sumado a la escasa información sobre el mecanismo de respuesta de la biota acuática y ribereña; aun cuando se predice la desaparición de glaciares tropicales en algunas décadas, y en menos de 50 años para algunos glaciares en el volcán Antisana (Basantes-Serrano et al., 2016; Zawierucha y Shain, 2019). Con el aumento de la escorrentía al principio y la progresiva disminución de aguas de deshielo, los ríos se volverán gradualmente homogéneos y los organismos especialistas a ciertas condiciones en el río desaparecerían, dejando oportunidad a especies generalistas, con mayor competitividad por recursos, alterando las redes tróficas (Milner et al., 2017). En varios estudios de diversidad alfa (α), beta (β) y gama (γ) en macroinvertebrados se han visto disminuidos estos valores, aumentando la sensibilidad de especies endémicas (Cauvy et al., 2016; Jacobsen et al., 2012; Finn, Khamis y Milner, 2013). Otros autores coinciden que la reducción de los glaciares cambiará notablemente el entorno, impulsando cambios en la composición florística y faunística en los ríos, reduciendo la diversidad, aumentando la producción primaria y promoviendo la presencia de individuos menos especializados (Milner, Brown y Hannah, 2009). En este contexto, las comunidades de Carabidae podrían ser afectadas por los cambios en los ríos. Los puntos cercanos al Río Crespo (AR y BR) tienen la diversidad específica y recambio de especies más altas del estudio. Estas zonas de transición, componen un ecotono funcionalmente complejo, que se posiciona entre sistemas acuáticos y terrestres, generando un intercambio de recursos, establecimiento de microhábitats, como sustentadores de la biodiversidad ribereña y circundante (Mendoza et al., 2014). Las especies representativas *Dyscolus rotundiceps* y *Bembidion chimborazonum*, son escarabajos higrófilos, con frecuencia ripícolas (Moret, 2005). Por lo tanto, sus altas abundancias son equivalentes a la afinidad ecológica de estos coleópteros a lugares húmedos y subacuáticos. Entonces, la alteración en la caudal de agua de deshielo podría afectar directa e indirectamente a las poblaciones de Carabidae en ríos, ya que los ambientes fluviales promueven condiciones exclusivas y el establecimiento de potenciales presas, como macroinvertebrados. Precisamente, el alto endemismo de Carabidae radica en los

microhábitats y su limitación al vuelo (Moret, 2005); esta facultad de restricción del rango de distribución está relacionando a los accidentados pisos montañosos y las innumerables condiciones microambientales que puedan generarse. En marzo del 2019, fuera del marco del estudio, se realizó una búsqueda activa nocturna a lo largo del Río Crespo, en donde se encontró una nueva especie de Carabidae. Esta reducida población se encontraba en una pequeña cascada, en el mismo río de estudio, pero fuera del punto del muestreo AR. Lo particular de esta especie, del género *Dyscolus*, es la semejanza con las afinidades ecológicas de *Dyscolus arauzae* (Moret y Murienne, 2020); ocupando microhábitats semiacuáticos (Figura 13).



Figura 13. Carabidae ripícola, microhábitat producto del Río Crespo.

Los Carabidae también son considerados como máximos depredadores de comunidades de invertebrados de altura y en muchos casos obtienen el recurso de los ríos; estudios de Raso et al. (2014), demuestran que la principal dieta de carábidos alpinos son colémbolos y quironómidos. En los Andes ecuatorianos, Moret (2005) y datos observacionales de este estudio, señalan la dieta que componen: coleópteros del páramo (Curculionidae, Chrysomelidae, Elateridae, Pselaphidae, etc), larvas de lepidópteros, ácaros, colémbolos y otros artrópodos, como quilópodos del género *Scolopendra*. Los Carabidae a su vez, son presas de arañas, opiliones y eventualmente por vertebrados como anfibios, reptiles, mamíferos y aves.

Los carábidos del páramo no son especies estacionales, es decir, se pueden encontrar a lo largo del año. Inclusive, las larvas, pupas y adultos pueden estar presentes en un mismo sitio (Moret et al., 2016). Aunque estadios inmaduros y carábidos en cópula se observaron con mayor frecuencia en épocas aparentemente más húmedas, no existe datos certeros sobre su biología (Figura 14). Si bien, no hay una relación significativa entre los patrones climáticos y medioambientales con las comunidades de Carabidae, las temporadas más húmedas podrían ser un desencadenante del aumento en abundancias de escarabajos; coincidiendo con los ciclos de precipitación estacional para el Antisana: Precipitación mínima en Julio-Octubre y una máxima en Noviembre (Vuille, Bradley y Keimig, 2000); también se evidencia una movilización fluctuante entre las poblaciones de los puntos de muestreo, en distintas épocas de año. Sin embargo, trabajos en entomofauna andina, como el de Hilt, Brehm y Fiedler (2007) reportan una baja estacionalidad en polillas Arctiidae y un incremento en la abundancia de polillas Geometridae en la época húmeda; en el trabajo de Escobar y de Ulloa (2000) obtuvieron resultados parecidos, ellos encontraron que la diversidad de escarabajos coprófagos es independiente de la precipitación a lo largo del año. Dada la relativa estabilidad climática del Trópico y la variabilidad climática de Los Andes, la incierta dinámica poblacional de la entomofauna andícola, podría ser mejor entendida a nivel de especie. Dada la diferencia sustancial reportada por Moret (2005), hasta 50°C de fluctuación diaria entre la superficie del suelo y el refugio físico (rocas, vegetación, etc.), es imprescindible la toma de datos minuciosos y precisos de los microhábitats; estos refugios funcionan meramente como reguladores hídricos y térmicos.

En este estudio, el CC podría ser uno de los causales de la alteración ecosistémica y redistribución de especies del Antisana. Según registros históricos y rangos de distribución generalizados para los Andes ecuatorianos (Moret, 2005), se evidencia movilización ascendente y presencia inusual de algunas poblaciones de Carabidae. Así para la ladera suroccidental se registra: *Bembidion chimborazonum*, un posible desplazamiento de 100m ascendente. *Dyscolus megacephalus* como potencial indicador de condiciones de humedad, ya que 1880 Edward Whymper lo recolectó a 4060 m, cerca de la casa hacienda de Humboldt; Moret lo recolectó a 4500 m en la ladera noroccidental en 2005 y en este estudio

se encontró a un individuo a 4500 m en la ladera suroccidental, cerca del Río Crespo. Esto puede ser un indicativo de la preferencia de *D. megacephalus* por sitios más altos y húmedos (Moret, 2005), o solamente una especie transitoria. A pesar que *Dyscolus diopsis* coincide con el rango de distribución general, sorprende la poca incidencia en el estudio, recolectándose solamente 1 individuo en AR; esta especie está especializada al superpáramo y se ha recolectado en mayores abundancias en sitios más húmedos como el Cayambe y la ladera noroccidental del Antisana. *Blennidus liodes* y *Pelmatellus andium* son especies xerófilas (Moret, 2005). La aparente ascensión de *B. liodes* en 300 m, podría ser un indicativo de modificación de hábitat, con sitios menos húmedos y más secos en la ladera suroccidental del Antisana. También están otros estudios que evidencian cambio en la distribución, como la migración de *Dyscolus diopsis* en las laderas del volcán Pichincha, esta especie ascendió aproximadamente 300 metros desde el registro histórico de Whympfer, en 1880 (Moret et al., 2016) o el límite superior para plantas de páramo reportadas por Humboldt en el Antisana, estas se encontraban 250 metros encima desde su último registro (Moret, Muriel, Jaramillo y Dangles, 2019).

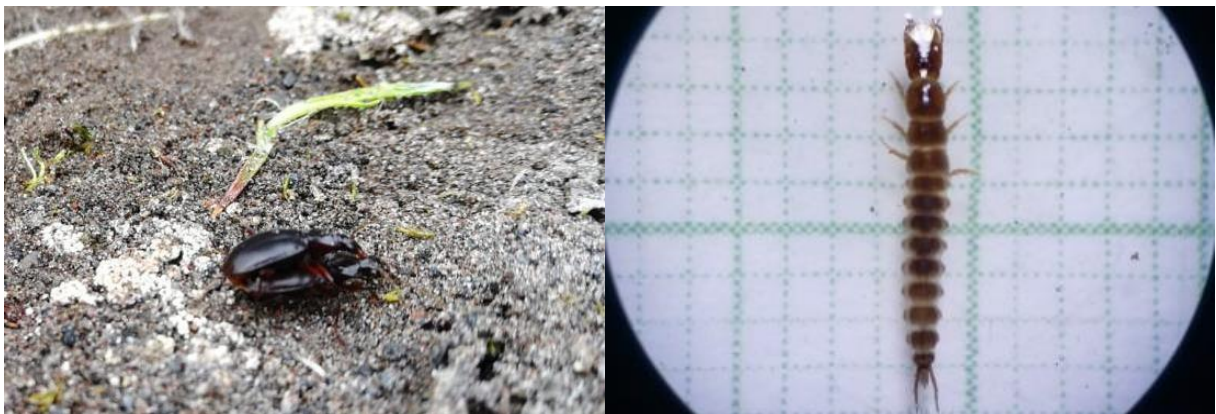


Figura 14. Cópula y larva de Carabidae. Parte de la biología reproductiva de Carabidae tuvo mayor incidencia en los meses de noviembre y diciembre.

Algunos estudios de biodiversidad de artrópodos del trópico, señalan que el 30% de todas las especies están representadas por un solo espécimen (Novotný y Basset, 2000;

Coddington, Agnarsson, Miller, Kuntner y Hormiga, 2009). Este porcentaje es equivalente al número de especies *singletons* en este estudio. Las especies raras o *singletons* podrían ser de importancia ecológica (Straatsma y Egli, 2012), o ser parte de una movilización progresiva de poblaciones y en otros casos, simplemente hallazgos fortuitos; de todas formas, afectan negativamente a la estabilidad de la curva de acumulación de especies. Se extrapola la curva de rarefacción 10 veces el tamaño de la muestra, y se consiguió una curva asintótica para todos los puntos (Anexo 9); aunque el análisis de cobertura de muestra es alto, se recomienda emplear un mayor esfuerzo de muestreo en trampas *Pitfall* y verificar las especies *singletons*.

Este estudio sigue lineamientos metodológicos para Carabidae en los Andes (Gobbi et al., 2018; Moret et al., 2020), pero con modificaciones entorno al río en mención; esto plantea un nuevo enfoque metodológico e incluye una variable antes no analizada. Gobbi et al. (2018) recomienda la combinación de las dos metodologías, para altitudes sobre los 4200 msnm, pero búsqueda activa tuvo varias complicaciones: el esfuerzo de muestreo cambiaba con la experticia de los asistentes de campo, dos muestreos no se realizaron por inclemencia climática y se obtuvieron 5 spp. menos que en trampas *Pitfall*. Todas las inferencias del estudio, deberían ser comprobadas y repetidas a través del tiempo, los monitoreos periódicos mejorarían el entendimiento de la dinámica poblacional.

7. CONCLUSIONES

Los ríos de altura, como los glaciares, son considerados clave para ecosistemas de páramo; más allá de proveer el suministro de agua para la población humana, generan un entorno en donde se concentra la biodiversidad, promueve el flujo energético en la cadena trófica e influencia al equilibrio en ecosistemas de altura.

Los puntos de muestreo se localizaron en los límites del superpáramo mixto. En esta zona de confluencia de especies, se determinó al punto alto cerca del río (AR) como el más diverso, y junto con el punto alto lejos del río (AL) con el mayor recambio entre especies. Las comunidades sobre los 4500 msnm son más diversas; esta información podría ajustarse a la afirmación de Moret (2005) para los Andes ecuatorianos, con una relación positiva entre la diversidad biológica y la altitud, pero es necesario establecer transectos cada 100 metros y un rango altitudinal más amplio.

La riqueza de especies no tuvo variaciones considerables durante todo el muestreo, por lo tanto, los análisis se enfocaron en la abundancia de individuos por especie. A pesar que los análisis muestran una relación negativa de la diversidad con la tasa de humedad relativa y temperatura, las temporadas más húmedas podrían desencadenar altas abundancias. En este sentido, el registro de datos de microhábitats sería de mayor interés, poniendo énfasis a las fluctuaciones diarias, posiblemente más relevante para la fauna altoandina que los cambios estacionales superficiales.

Se han reportado posibles nuevos rangos de distribución para cuatro especies. También, en algunas especies se reporta presencia de individuos y abundancias no esperadas. La movilización ascendente de poblaciones es la mayor evidencia de alteración ecosistémica por CC. Aunque una movilización de las comunidades puede tener una dinámica estacional a lo largo del año.

La presencia de Carabidae también puede estar relacionada a sus potenciales presas, por tanto, no sorprende que en un sitio tan agreste y desprovisto de típicos recursos aprovechables, como el punto AR, los colémbolos y larvas de quironómidos sean parte de la dieta, asumiendo a Carabidae y Chironomidae como principales taxa pioneros en sucesiones ecológicas de altura. Un análisis de contenido estomacal contribuiría a dilucidar esta interacción.

Los Andes tropicales son geológica y biológicamente complejos; tras su reciente levantamiento tectónico, la especiación y el endemismo han predominado los ecosistemas alto andinos. La evidencia histórica de modificación de hábitat y otros factores antropogénicos, hacen de los Andes tropicales, y de la biodiversidad que habita en él, más vulnerables a los efectos del cambio climático; un ejemplo, es la pérdida del casco glaciar y las masas de hielo, esto alterarían el régimen normal de los ríos glaciares y a la biota. Finalmente, sabemos que los Carabidae de los Andes son organismos estenotermos, están adaptados a un rango de temperatura estable, por lo tanto, son poblaciones sensibles a la variación climática, con baja plasticidad. Con todo esto, Carabidae, es un taxón amenazado con diferentes niveles de vulnerabilidad, con potencial extinción local en algunas montañas, especialmente las especies microendémicas.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre, N., Torres, J. y Velasco, P. (2013). Guía para la restauración ecológica en los páramos del Antisana. *Volumen I, 9-13 pp. Quito, Ecuador: Fondo de protección del agua FONAG.*
- Arenas-Clavijo, A. y Posso-Gómez, C. E. (2018). Carábidos (Coleoptera: Carabidae) del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (Cali, Colombia). *Biota Colombiana*, 18(2), 267-273.
- Báez, S., Jaramillo, L., Cuesta, F. y Donoso, D. A. (2016). Effects of climate change on Andean biodiversity: a synthesis of studies published until 2015. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 181-194.
- Baraer, M., Mark, B. G., McKenzie, J. M., Condom, T., Bury, J., Huh, K. I., ... y Rathay, S. (2012). Glacier recession and water resources in Peru's Cordillera Blanca. *Journal of Glaciology*, 58(207), 134-150.
- Basantes-Serrano, R., Rabatel, A., Francou, B., Vincent, C., Maisincho, L., Caceres, B., ... y Alvarez, D. (2016). Slight mass loss revealed by reanalyzing glacier mass-balance observations on Glaciar Antisana 15 α (inner tropics) during the 1995–2012 period. *Journal of Glaciology*, 62(231), 124-136.
- Benateau, S., Gaudard, A., Stamm, C. y Altermatt, F. (2019). Climate change and freshwater ecosystems: Impacts on water quality and ecological status. Hydro-CH2018 Project. Federal Office for the Environment (FOEN), Bern, Switzerland.
- Brandmayr, P., Zetto Brandmayr, T. y Pizzolotto, R. (2005). I Coleotteri Carabidi per la valutazione ambientale e la conservazione delle biodiversità. *Manuale operativo*, Vol. 34. Agenzia per la Protezione dell'Ambiente e per i Servizi Tecnici, IGER, Roma, Italy.
- Bucher, E., Castro, G. y Floris, V. (1997). Conservación de ecosistemas de agua dulce: hacia una estrategia de manejo integrado de recursos hídricos. Estudio de política y estrategia (No. 333.9528 B919). BID, Washington, DC (EUA). Div. de Medio Ambiente.

- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F. y 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.
- Cáceres, B., Francou, B., Favier, V., Bontron, G., Tachker, P., Bucher, R., ... y Villacis, M. (2006). El glaciar 15 del Antisana investigaciones glaciológicas y su relación con el recurso hídrico. In *Climate Variability and Change-Hydrological Impacts (Proceedings of the fifth friend World Conference held. La Habana.*
- Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Calvez, R., Jacobsen, D. y Dangles, O. (2016). Ecological responses to experimental glacier-runoff reduction in alpine rivers. *Nature Communications*, 7, 12025.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation : standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93 (12), 2533–2547.
- Chao, A., Hsieh, T. C., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. y Gotelli, N. J. (2015). Unveiling the species-rank abundance distribution by generalizing the Good-Turing sample coverage theory. *Ecology*, 96(5), 1189-1201.
- Chao, A., Ma, K. H. y Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M., y Hormiga, G. (2009). Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of animal ecology*, 573-584.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Lafrankie, J. V., Sukumar, R., Manokaran, N., Foster, R. B. y Ashton, P. S. (1996). Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 549-562.
- Crespo-Pérez, V., Andino, P., Espinosa, R., Dangles, O. y Jacobsen, D. (2016). The altitudinal limit of *Leptohyphes* Eaton, 1882 and *Lachlania* Hagen, 1868 (Ephemeroptera: Leptohyphidae, Oligoneuriidae) in Ecuadorian Andes streams: searching for mechanisms. *Aquatic Insects*, 37(1), 69–86.

- Crespo-Pérez, V., Dangles, O., Ibarra, C., Espinosa, R., Andino, P., Jacobsen, D. y Cauvy-Fraunié, S. (2020). Functional structure and diversity of invertebrate communities in a glacierised catchment of the tropical Andes. *Freshwater Biology*.
- Dajoz, R. (2002). The Coleoptera. Carabids and tenebrionids: ecology and biology. Éditions Tec & Doc.
- Davies, K.F. y Margules, C.R. (1998). Effects of hábitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology* 67: 460-471.
- Desender, K., Dufrêne, M. y Maelfait, J. P. (1994). Long term dynamics of carabid beetles in Belgium: a preliminary analysis on the influence of changing climate and land use by means of a database covering more than a century. In *Carabid beetles: ecology and evolution* (pp. 247-252). Springer, Dordrecht.
- Diaz, H.F., Bradley, R.S. y Ning, L. (2014) Climatic changes in mountain regions of the American Cordillera and the tropics: historical changes and future outlook. *Arctic, Antarctic and Alpine research*, 46, 735–743.
- Escobar, F y Chacón de Ulloa, P. (2000). Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 961-975.
- Erwin, T.L., Ball, G.E., Whitehead, D.R. y Halpern, A.L. (eds). (1979). *Carabid beetles: their evolution, natural history, and classification*. Proceedings of the First International Symposium of Carabidology, Smithsonian Institution, Washington, D.C., August 21, 23 and 25. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 634 pp.
- Erwin, T. L. (1984). Carabid beetles of the West Indies (Insects: Coleoptera): a synopsis of the genera and checklists of tribes of Caraboidea, and of the West Indian species. *Quaest. ent.*, 20, 351-466.
- Erwin, T. L. (1985). The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. *Taxonomy, phylogeny and biogeography of beetles and ants*, 437-488.

- Erwin, T. L. (1991). *Revista Peruana de Entomología*. Natural history of carabid beetles at the BIOLAT biological station, Rio Manu, Pakitza, Peru, 33, 1-85.
- Erwin, T. L., Micheli, C. y Chaboo, C. S. (2015). Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Carabidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88(2), 151-162.
- Finn, D. S., Khamis, K. y Milner, A. M. (2013). Loss of small glaciers will diminish beta diversity in Pyrenean streams at two levels of biological organization. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1), 40-51.
- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., Cabrera, K. G., Malhi, Y., ... y Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, 38(4), 783-791.
- Fondo para la Protección del Agua (FONAG). (2017). Informe Técnico y mapeo de la identificación de composición florística de comunidades vegetales de cobertura vegetal natural y humedales, niveles de intervención y tenencia de tierra. Quito, EC.
- Gobbi, M., Fontaneto, D. y De Bernardi, F. (2006). Climate impacts on animal communities in space and time: the case of spider assemblages along an alpine glacier foreland. *Global Change Biology*, 12, 1985 – 1992.
- Gobbi, M., Rossaro, B., Vater, A., De Bernardi, F., Pelfini, M. y Brandmayr, P. (2007). Environmental features influencing Carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in the Alpine region. *Ecological Entomology*, 32(6), 682-689.
- Gobbi, M., Barragán, Á., Brambilla, M., Moreno, E., Pruna, W. y 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.
- Gotelli, N. J. y Ellison, A. M. (2004). *A Primer of Ecological Statistics*—Sinauer Associates. Sunderland, MA.
- Hilt, N., Brehm, G. y Fiedler, K. (2007). Temporal Dynamics of Rich Moth Ensembles in the Montane Forest Zone in Southern Ecuador 1. *Biotropica*, 39(1), 94-104.

- Jacobsen, D., Milner, A. M., Brown, L. E. y Dangles, O. (2012). Biodiversity under threat in glacier-fed river systems. *Nature Climate Change*, 2(5), 361-364.
- Jacobsen, D., Cauvy-Fraunie, S., Andino, P., Espinosa, R., Cueva, D., & Dangles, O. (2014). Runoff and the longitudinal distribution of macroinvertebrates in a glacier-fed stream: Implications for the effects of global warming. *Freshwater Biology*, 59(10), 2038-2050.
- Jorgensen, P. M. y Leon-Yanez, S. (Eds.). (1999). Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador (Vol. 75, pp. 633-668). Missouri Botanical Garden.
- Kaufmann, R. (2001). Invertebrate succession on an alpine glacier foreland. *Ecology*, 82(8), 2261-2278.
- Lencioni, V. y Gobbi, M. (2018). Do carabids (Coleoptera: Carabidae) and chironomids (Diptera: Chironomidae) exhibit similar diversity and distributional patterns along a spatio-temporal gradient on a glacier foreland?. *Journal of Limnology*.
- Lovei, G. L. y Sunderland, K. D. (1996). Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual review of entomology*, 41(1), 231-256.
- Maveety, S. A., Browne, R. A., & Erwin, T. L. (2011). Carabidae diversity along an altitudinal gradient in a Peruvian cloud forest (Coleoptera). *ZooKeys*, (147), 651.
- Mendoza, C. M., Quevedo, N. A., Bravo V. Á., Flores, M.H., De la isla, D. B., de Lourdes, M., ... & Zamora, M. B. (2014). Estado ecológico de ríos y vegetación ribereña en el contexto de la nueva ley general de aguas de México. *Revista internacional de contaminación ambiental*, 30(4), 429-436.
- Milner, A. M., Brown, L. E. y Hannah, D. M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. *Hydrological Processes: An International Journal*, 23(1), 62-77.
- Milner, A. M., Khamis, K., Battin, T. J., Brittain, J. E., Barrand, N. E., Füreder, L., ... y Hodson, A. J. (2017). Glacier shrinkage driving global changes in downstream systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(37), 9770-9778.

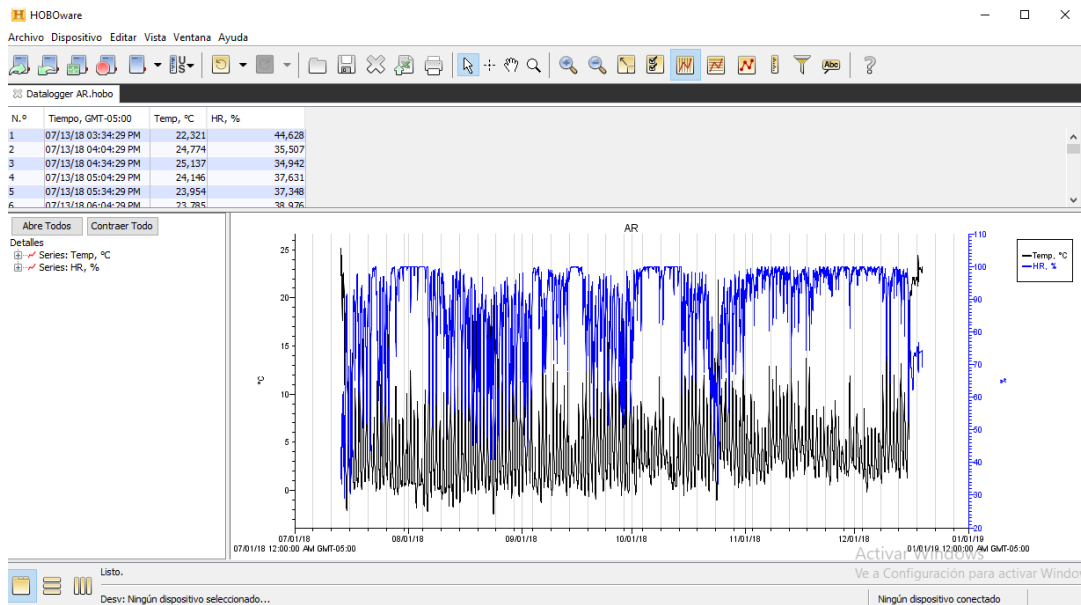
- Moret, P. (2005). Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. Sistemática, ecología y biogeografía. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Quito, Monografía, 2, 306.
- Moret, P. (2009) Altitudinal distribution, diversity and endemism of Carabidae (Coleoptera) in the paramos of Ecuadorian Andes. *Annales de la Société entomologique de France* (n.s.), 45, 500–510.
- Moret, P., Aráuz, M. D. L. Á., Gobbi, M. y 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.
- Moret, P., Muriel, P., Jaramillo, R., & Dangles, O. (2019). Humboldt's Tableau Physique revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(26), 12889-12894.
- Moret, P., Barragán, Á., Moreno, E., Cauvy-Fraunié, S. y Gobbi, M. (2020). When the Ice Has Gone: Colonisation of Equatorial Glacier Forelands by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Neotropical Entomology*, 1-14.
- Moret, P. y Muriel, J. (2020). Integrative taxonomy of the genus *Dyscolus* (Coleoptera, Carabidae, Platynini) in Ecuadorian Andes. *European Journal of Taxonomy*, (646).
- Morueta-Holme, N., Engemann, K., Sandoval-Acuña, P., Jonas, J. D., Segnitz, R. M., & Svenning, J. C. (2015). Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(41), 12741-12745.
- Novotný, V. y Basset, Y. (2000). Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89(3), 564-572.
- Rabatel, A., Francou, B., Soruco, A., Gomez, J., Ceballos, J. L., Basantes, R., ... y Huggel, C. (2017). Current state of glaciers in the tropical Andes: a multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *The Cryosphere*.
- Rainio, J. y Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity & Conservation*, 12(3), 487-506.

- Ramsay, P. M. (1992). *The páramo vegetation of Ecuador: the community ecology, dynamics and productivity of tropical grasslands in the Andes* (Doctoral dissertation, University of Wales(U. C. N. W., Bangor: Biological Sciences)).
- Ramsay, P. M. (2001). Diurnal temperature variation in the major growth forms of an Ecuadorian páramo plant community. *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude ecosystems on the Ecuador-Colombia border*, 101-112.
- Raso, L., Sint, D., Mayer, R., Plangg, S., Recheis, T., Brunner, S., ... y Traugott, M. (2014). Intraguild predation in pioneer predator communities of alpine glacier forelands. *Molecular ecology*, 23(15), 3744-3754.
- Rivera-Rossi, J. (2007). Reserva Ecológica Antisana. Guía del Patrimonio de Áreas Naturales Protegidas del Ecuador (ECOLAP, y MAE, eds.). ECOFUND, FAN, DarwinNet, e IGM. Quito, Ecuador, 209-218.
- Roig-Juñent, S. y Dominguez, M. C. (2001). Diversidad de la familia Carabidae (Coleoptera) en Chile. *Revista chilena de historia natural*, 74(3), 549-571.
- Sklenář, P. y Jørgensen, P. M. (1999). Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26(4), 681-691.
- Sklenár, P. y Ramsay, P. M. (2001). Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, 7(3), 113-124.
- Straatsma, G., & Egli, S. (2012). Rarity in large data sets: singletons, modal values and the location of the species abundance distribution. *Basic and Applied Ecology*, 13(4), 380-389.
- Urrutia, R., y Vuille, M. (2009). Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 114(D2).
- Vuille, M., Bradley, R. S. y Keimig, F. (2000). Interannual climate variability in the Central Andes and its relation to tropical Pacific and Atlantic forcing. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 105(D10), 12447-12460.

- Wilhelm, L., Singer, G. A., Fasching, C., Battin, T. J., & Besemer, K. (2013). Microbial biodiversity in glacier-fed streams. *The ISME journal*, 7(8), 1651-1660.
- Willmer P., Stone G. y Johnston I. (2000). *Environmental Physiology of animals*. Blackwell Science Ltd., London, 644 pp.
- Zawierucha, K. y Shain, D. H. (2019). Disappearing Kilimanjaro snow—Are we the last generation to explore equatorial glacier biodiversity?. *Ecology and Evolution*, 9(15), 8911-8918.

9. ANEXOS

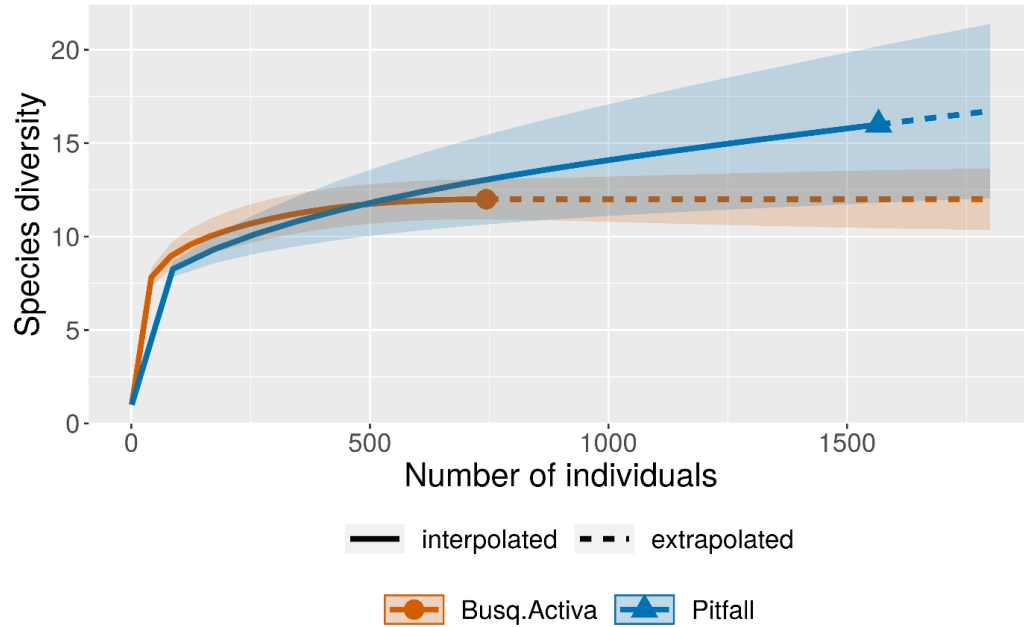
Anexo 1. Vista del Programa HOBOWare. El software presenta la información de temperatura y humedad relativa, obtenidas de *Data loggers*, en forma de gráficas cronológicas y tablas de datos.



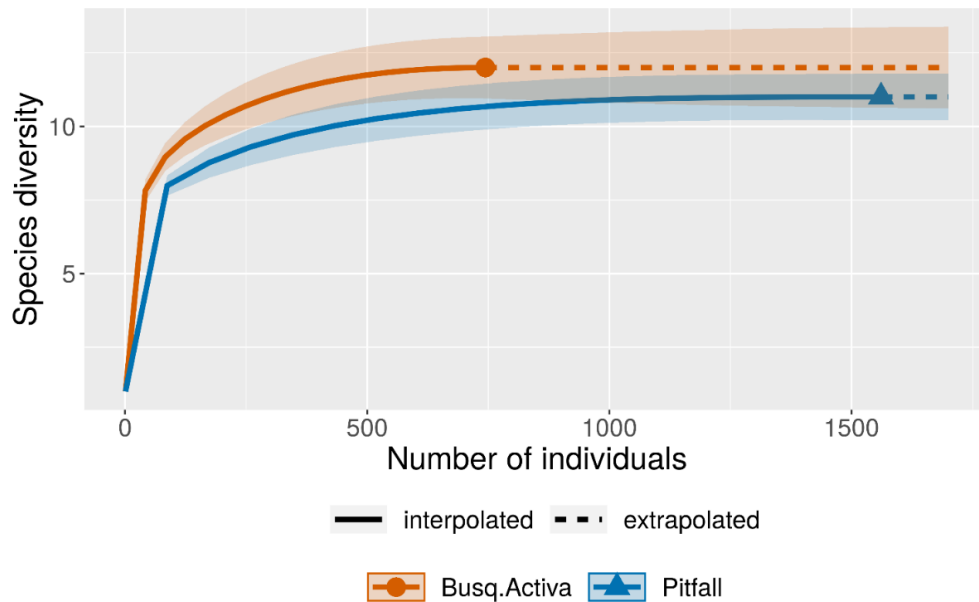
Anexo 2. Compendio de especies de Carabidae en Búsqueda activa. La abundancia de especies en todo el estudio.

spp.	4500		4200		Total
	Cerca	lejos	cerca	lejos	
<i>Dyscolus rotundiceps</i>	184	0	4	0	188
<i>Bembidion ANT2</i>	13	10	17	0	40
<i>Blennidus liodes</i>	0	58	136	8	202
<i>Blennidus antisanae</i>	7	5	3	3	18
<i>Pelmatellus andium</i>	8	26	9	2	45
<i>Dyscolus immodicus</i>	28	112	2	0	142
<i>Dyscolus megacephalus</i>	1	1	0	0	2
<i>Bembidion chimborazonum</i>	0	0	76	0	76
<i>Dyscolus orthomus</i>	4	1	0	0	5
<i>Oxytrechus sp</i>	3	0	0	0	3
<i>Dyscolus alpinus</i>	0	1	14	6	21
<i>Dyscolus oopterooides</i>	2	0	0	0	2
Total	250	214	261	19	744

Anexo 3. Curva de acumulación de especies. La riqueza de especies y el tamaño de la muestra han sido analizados con un orden de diversidad $q=0$. La sombra de las trayectorias representa los intervalos de confianza del 95%.

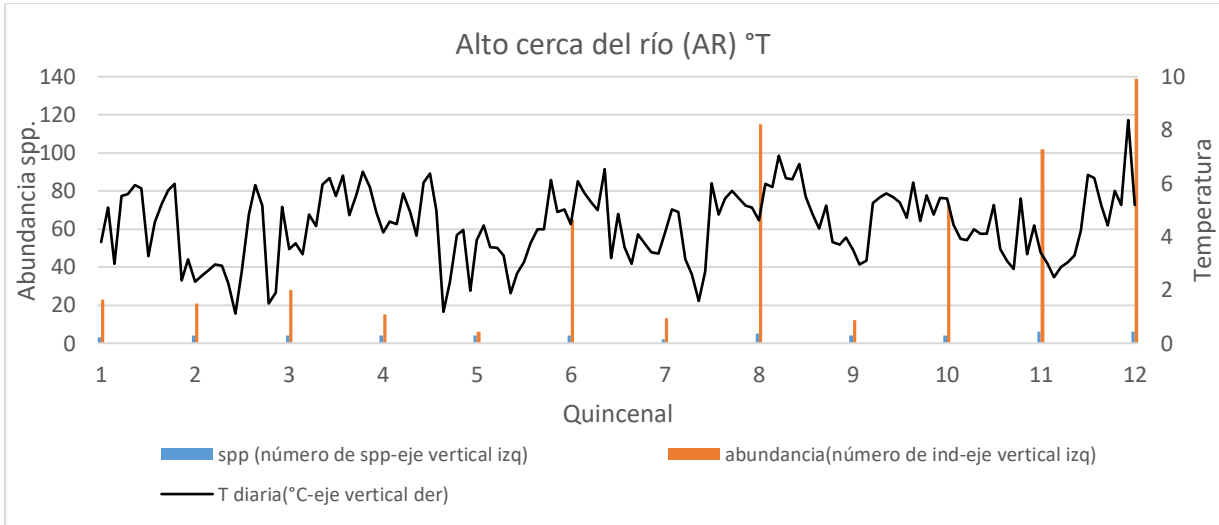


Anexo 4. Curva de acumulación de especies sin especies raras o *singletons*. La riqueza de especies y el tamaño de la muestra han sido analizados con un orden de diversidad $q=0$. La sombra de las trayectorias representa los intervalos de confianza del 95%.

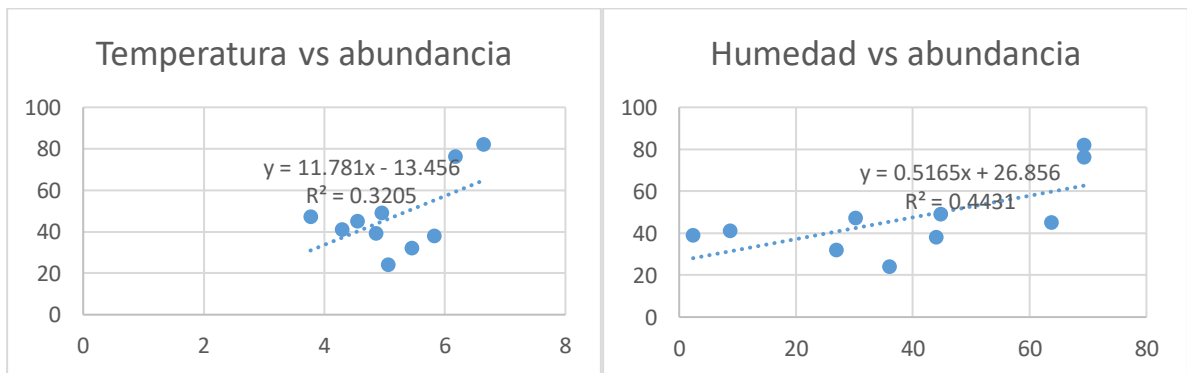


Anexo 5. Correlación riqueza de especies, abundancia de especies y temperatura.

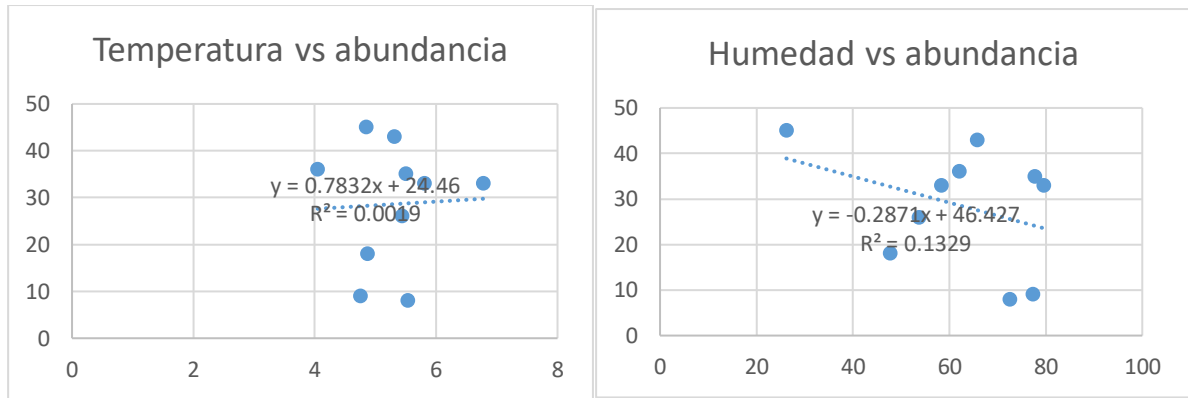
Análisis de correlación diversidad vs temperatura en el sitio alto cerca del río (AR). Aparentemente, la fluctuación de la abundancia de especies no guarda relación directa con la temperatura.



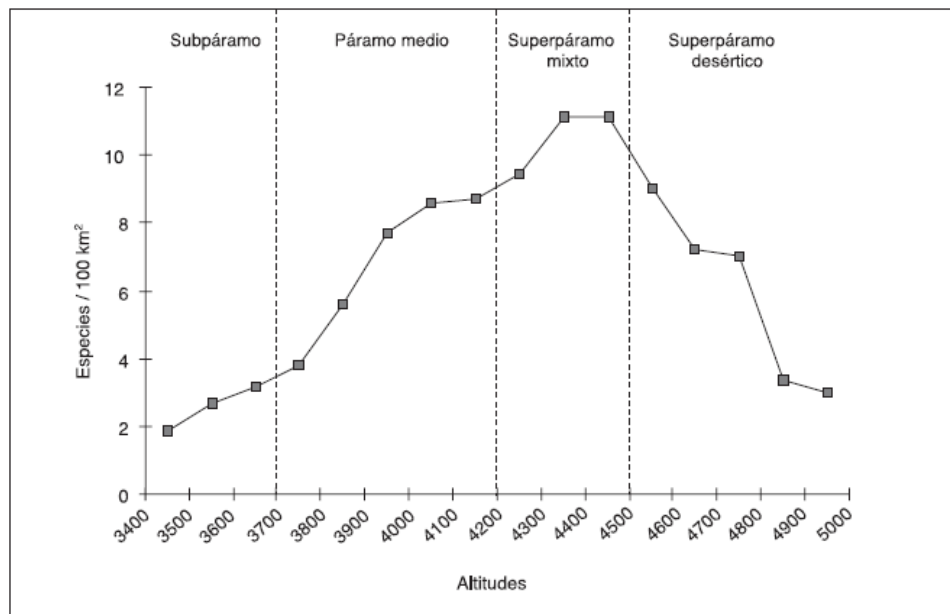
Anexo 6. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (temperatura y humedad relativa) en punto AL. Los valores del coeficiente de determinación o R^2 , son cercanos a 0, es decir, las variables ambientales no influyen directamente en la abundancia de carábidos en punto alto lejos del río (AL), dominada por piedras y almohadillas.



Anexo 7. Regresión lineal entre abundancia de spp. y estacionalidad (temperatura y humedad relativa) en punto BR. Los valores del coeficiente de determinación o R^2 , son cercanos a 0, es decir, las variables ambientales no influyen directamente en la abundancia de carábidos en el área baja cerca del río (BR).



Anexo 8. Relación entre altitud, superficie del páramo y diversidad específica de Carabidae en Ecuador. Tomado de Moret (2005). Los Coleópteros Carabidae del páramo de los Andes del Ecuador. Sistemática, ecología y biogeografía. Monografía 2. QCAZ. PUCE.



Anexo 9. Curva de acumulación de especies en trampas Pitfall, con extrapolación de tamaño de muestra.

