

1 **Revisión histórica y catálogo de la familia Carabidae (Coleoptera) en los Andes del Ecuador**
 2 **Historical review and catalogue of the family Carabidae (Coleoptera) in the Ecuadorian**
 3 **Andes**

4
 5 ¹Atiencia-Puca E, ²Barragán A, ³Guevara D.J.

6
 7 ^{1,2,3}Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Escuela
 8 de Ciencias Biológicas, Quito, Ecuador.

9 edu_xavi2276@hotmail.com

10
 11 **Resumen.-** Esta revisión ofrece un resumen de las características de la familia, así como también los
 12 eventos más importantes dentro de la carabidología a partir de 1779. Debido a su historia evolutiva,
 13 taxonomía relativamente estable, alta riqueza de especies, sensibilidad a cambios en el ambiente,
 14 métodos de recolección fácil y amplia distribución en los Andes, los carábidos pueden ser usados
 15 tanto en estudios poblacionales, así como también en ecología, fragmentación y monitoreos de
 16 hábitat, y biología de la conservación.

17 **Palabras clave:** Escarabajo, adepaga, bioindicador, páramo, trampas pitfall.

18
 19 **Abstract.-** This review offers a summary of the characteristics of the family, as well as the most
 20 important events surrounding carabidology since 1779. Due to their evolutionary history, relatively
 21 stable taxonomy, high species richness, sensitivity to environmental change, easy collection methods,
 22 and wide distribution in the Andes, carabid beetles may be used in population studies, as well as
 23 ecology, fragmentation and habitat monitoring, and conservation biology.

24 **Key words:** Beetle, adepaga, bioindicator, paramo, pitfall traps.

25
 26 **Características de los Carabidae**

27 Los Carabidae pertenece al segundo suborden más grande de escarabajos, los Adephaga, con más de
 28 45.000 especies descritas. El término "Adephaga" fue propuesto por el entomólogo suizo Joseph
 29 Philippe de Clairville (1742-1830) en 1806 (Bousquet 2012, Martínez y Ball 2003, Maddison 1995).
 30 Los primeros fósiles indiscutibles de Adephaga son del Triásico (Ponomarenko 1977) pero un origen
 31 en el Pérmico es probable (Gustafson et al. 2017). Análisis moleculares recientes muestran que,
 32 Adephaga es posiblemente el grupo hermano de un clado que comprende los dos subórdenes de
 33 escarabajos pequeños, Archostemata y Myxophaga, que están asociados con la madera y con hábitats
 34 ribereños o higropétricos, respectivamente (Beutel et al. 2019, McKenna et al. 2015, McKenna et al.
 35 2019). El suborden Adephaga es dividido en dos grupos, las familias terrestres (Geadephaga) y las
 36 familias acuáticas (Hydradephaga) (Bousquet 2012, Maddison 1995, Beutel et al. 2019).

37 Los adéfagos, siendo mayormente depredadores, también se pueden alimentar de: algas (familia
 38 Haliplidae) (Maddison 1995, Lancaster y Downes 2013); semillas (subfamilia Harpalinae) (Ober y
 39 Heider 2010, Kipling and Maddison); hongos (familia Rhysodidae) (Bell 1999); caracoles (carábidos
 40 de la tribu Licini y tribu Cychrini) (Maddison 1995, Forsythe 1982); ectoparasitoides de otros insectos
 41 (carábidos de la tribu Brachinini y tribu Lebiini) (Lindroth 1954, Erwin 1979); y milpiés (carábidos
 42 de la tribu Peleciini) (Maddison 1995, Holland y Luff 2000).

43 La morfología de los miembros del suborden Adephaga se caracteriza: los adultos tienen suturas noto
 44 pleurales visibles en el protórax (Maddison 1995, Ross y Arnet 2000); con seis placas ventrales
 45 (esternitos) visibles, las tres primeras fusionadas y divididas por coxas posteriores (Maddison 1995,
 46 Ross y Arnet 2000, Choate 1999); glándulas de defensa pigmentaria (Maddison 1995, Beutel et al.
 47 2019, Giglio et al. 2011); testículos tubulares, enrollados, que consisten en un solo folículo (Beutel
 48 et al. 2019, Beutel and Kristensen 2005); ovarios politróficos (Maddison 1995); larvas con labrum
 49 fusionado y sin mola mandibular (Maddison 1995, Beutel et al. 2019, Beutel et al. 2017).

50
 51 **Características propias de la familia Carabidae que los diferencian de las otras familias.**

52 Los Carabidae constituyen un linaje antiguo, se piensa que evolucionaron a principios del Jurásico,
 53 hace 200 millones de años (Ponomarenko 1977). Taxonómicamente se les considera un grupo
 54 monofilético (Martínez y Ball 2003), que junto con su clado hermano Trachypachidae conforman la
 55 subdivisión Geadephaga dentro del suborden Adephaga (Maddison 1995, Beutel et al. 2019, Beutel
 56 1998). Esta familia es muy diversa y numerosa dentro del suborden, por lo que es uno de los taxones
 57 mejor conocidos dentro de la entomología, cuenta con más de 45.000 especies descritas distribuidas
 58 aproximadamente en 100 tribus y 1.860 géneros (Beutel et al. 2019, Erwin 1991, Lorenz 1998, Aráuz
 59 2013), de las cuales, 8.000 se encuentran en el neotrópico (Martínez y Ball 2003). En su mayoría las
 60 especies actuales de Carabidae pertenecen a la subfamilia Harpalinae (irradiando en el período
 61 Cretácico hace unos 100 millones de años) (Ponomarenko 1977, Ober y Heider 2010).

62 Morfológicamente los adultos de la especie se los reconocen por: ser aplanados dorso ventralmente
 63 (Aráuz 2013); patas corredoras (Martínez 2005); el primer artejo de las patas posteriores que se une
 64 al tórax es grande y se emplaza al primer segmento abdominal (Aráuz 2013, Martínez 2005, Borrór
 65 DJ y Triplehorn CH 1989); antenas largas y filiformes de 10 a 11 segmentos (Aráuz 2013, Martínez
 66 2005); mandíbulas frecuentemente grandes y proyectadas hacia adelante (Aráuz 2013, Martínez
 67 2005); estrías elitrales claras, generalmente entre 7 y 10 por élitro y son más anchos cerca o en la base
 68 de ellos (Aráuz 2013, Martínez 2005); muchas especies son braquípteras (segundo par de alas
 69 reducidas) (Lövei y Sunderland 1996).

70 En cambio, las larvas se las reconoce por los siguientes aspectos: son terrestres, a diferencia de la
 71 mayoría de Adéfagos que son acuáticas (Aráuz 2013, Thompson RG 1979); campodeiformes con
 72 antenas, mandíbulas y patas desarrolladas (Aráuz 2013, Martínez 2005); cabeza, protergo y
 73 extremidad abdominal bien esclerotizados (Aráuz 2013); poseen cinco segmentos en cada pata, con
 74 una o dos uñas (Aráuz 2013); labro y clipeo fusionado con la frente (Aráuz 2013, Martínez 2005);
 75 mandíbulas sin canal succional, sin postgena y con margen cortador simple (Aráuz 2013, Martínez
 76 2005); maxila con cardo corto o dos aros medios localizados en el mismo eje de los estipes (Aráuz
 77 2013), lóbulo externo insertado dentro de los estipes (Aráuz 2013, Martínez 2005); ocho pares de
 78 espiráculos abdominales, más o menos del mismo tamaño (Martínez 2005, Costa et al. 1988).

80 **Aportes históricos al estudio de Carabidae**

81 Durante el siglo XIX, se realizaron expediciones científicas que aportaron un vasto conocimiento
 82 científico sobre los trópicos americanos. Alexander Von Humboldt y Aimé Bonpland, con ayuda de
 83 Pierre André Latreille, catalogaron una amplia variedad de especímenes registradas en colecciones
 84 que empezaron en 1799 (Barragán et al. 2009, Moret 2005, Papavero et al. 1995).

85 Siguiendo los pasos de Humboldt, Jean-Baptiste Boussingault, en 1831 en su ascensión al volcán
 86 Chimborazo y a 4.445 m, se topó con unos pequeños coleópteros (presumiblemente de la familia
 87 Carabidae); sin embargo, Boussingault no los recolectó para su posterior análisis (Moret 2005).

88 Las primeras descripciones de carábidos andinos del Ecuador fueron publicadas por, Maximilian
 89 Chaudoir (Chaudoir 1878), quien registró cuatro especies para el Ecuador: *Colpodes abropoides*
 90 (Chaudoir, 1879), *Colpodes aenescens* (Chaudoir, 1879), *Colpodes. baconi* (Chaudoir, 1879) y
 91 *Colpodes chloropterus* (Chaudoir, 1879).

92 Con la llegada de Edward Whymper a nuestro país, durante los años 1879 a 1880, se potencia el
 93 estudio de la fauna entomológica a través de colectas en los páramos de once volcanes: Antisana,
 94 Carihuairazo, Cayambe, Chimborazo, Corazón, Cotacachi, Cotopaxi, El Altar, Pichincha, Sara Urcu
 95 y Sincholagua. Los resultados de su laborioso trabajo se reflejaron en la publicación “*Travels*
 96 *amongst the great Andes of the Equator*” (Moret 2005, Whymper 1892). Esta investigación tendría
 97 además un apéndice suplementario llevado a cabo por Henry Walter Bates, en donde presentó los
 98 resultados de las 43 especies identificadas por él, de las cuales 31 fueron encontradas en el páramo
 99 (1 *Anchomenus*, 1 *Anisotarsus*, 3 *Bembidium*, 19 *Colpodes*, 3 *Pelmatellus*, y 4 *Pterostichus*) y 28
 100 fueron nuevas especies (Bates 1892).

101 Entre 1901 a 1906, la Segunda Misión Geodésica Francesa en Ecuador recolecta un reducido número
 102 de insectos andinos por pedido expreso del especialista en coleópteros Jules Bourgeois. La familia
 103 Carabidae hubiera pasado inadvertida a no ser por las recolecciones que realizó el capitán Lallemand,

104 quién en septiembre de 1903 descubrió en la cumbre del Yana-Urcu de Piñan a tres especies:
 105 *Paratrechus lallemandi* Jeannel, 1927 y *Dyscolus diopsis* Bates 1891. Así como también *Blennidus*
 106 *planatus* Straneo, 1971 (Jeannel 1927, Straneo 1971). En estos estudios, las localidades fueron bien
 107 georreferenciadas y se establecieron nuevos puntos de colecta, no visitados por Whympner (Moret
 108 2005).

109 El primer ecuatoriano en realizar una colección entomológica en Ecuador fue Francisco Campos
 110 Rivadeneira, profesor de Biología y Zoología Médica del Colegio Vicente Rocafuerte y de la
 111 Universidad de Guayaquil. Su artículo publicado en el año de 1926, con el nombre “*Contribución al*
 112 *estudio de los insectos del Callejón Interandino*”, incorporó nuevas localidades para las especies
 113 encontradas en el subpáramo tales como: *Anisotarsus bradytoides* Bates, 1891; *Dyscolus denigratus*
 114 Bates, 1891 y *Dyscolus alpinus* Chaudoir, 1878 (Moret 2005, Campos Ribadeneira 1926).

115 En los años siguientes pocos son los especímenes de Carabidae recolectados y publicados. Tan solo
 116 dos especies de *Paratrechus* (descritas por Uéno en 1968) provenientes del volcán Tungurahua fueron
 117 descubiertas por Francis X. Williams en 1923 (Moret 2005, Uéno 1968). Un *Mimodromius* (descrita
 118 por Mateu en 1970) del Cotopaxi, colectado por N. y J. Leleup en 1965 (Moret 2005, Leleup 1968,
 119 Mateu 1970).

120 La recopilación de muestras retoma su curso en el año de 1979, con el Dr. Tjitte de Vries quien
 121 recolecta a *Dyscolus rubellus* Moret 1991, en la cumbre del volcán Sumaco (Moret 2005). En abril
 122 de 1979 y mayo de 1982 en la localidad de Guamaní-Papallacta, H. Frania y F. Sperling, llevaron a
 123 cabo colecciones en todos los pisos altitudinales del páramo y bosque montano alto (Moret 2005). En
 124 adelante tenemos el aporte de un nuevo *Oxytrechus* por Casale y Sciaky en 1986 y *Zoianillus*
 125 *acutipennis* Sciaky 1994, único ejemplar recolectado en la provincia de Cotopaxi, en la cordillera
 126 oriental del Ecuador (Sciaky 1994).

127 A partir de 1982, Dr. Giovanni Onore, profesor de Zoología de Invertebrados en la Pontificia
 128 Universidad Católica del Ecuador (PUCE), en colaboración con sus estudiantes ingresa cientos de
 129 especímenes a las colecciones y crea la división de Invertebrados dentro del Museo de Zoología
 130 (QCAZ) en la PUCE. Actualmente el Museo alberga una colección científica que consta de 2 millones
 131 de especímenes provenientes de todas las regiones del Ecuador (Moret 2005, Donoso et al. 2009).

132 Sømme, Davidson, y Onore en 1996, publican: “Adaptations of Insects at high altitudes of
 133 Chimborazo, Ecuador”, en donde demuestran que los carábidos están pobremente adaptados a bajas
 134 temperaturas y a la aridez, por lo que su subsistencia depende del comportamiento y su habilidad de
 135 encontrar refugios en su microhábitat tales como rocas o baja vegetación (Sømme et al. 1996).

136 Zapata (1997), presenta en su tesis de licenciatura: “Carabidae (Insecta: Coleoptera) del Ecuador:
 137 Catálogo, notas biogeográficas y ecológicas” un compendio sobre morfología, consideraciones
 138 biogeográficas y ecológicas.

139 Moret (2005), presenta 57 especies nuevas en su monografía “Los Coleópteros Carabidae del páramo
 140 en los Andes del Ecuador. Sistemática, Ecología y Biogeografía”, recopilando un total de 204
 141 especies conocidas en los páramos por encima de los 3400 m. Esta monografía consta de varios
 142 capítulos en donde se abordan temas sobre: estructura de páramos o paramera; factores climáticos y
 143 microclimáticos; fisiología y patrones de actividad; adaptaciones morfológicas; alimentación;
 144 depredadores; competencia interespecífica; métodos de captura; distribución altitudinal; distribución
 145 ecológica; centros de origen; patrones de distribución biogeográfica; áreas de endemismo del Carchi,
 146 Pichincha-Chimborazo, Cajas, Saraguro, Loja.

147 Aráuz (2013), presenta en su tesis de licenciatura: “Cambio climático e insectos: Elaboración de una
 148 línea base con Carabidae de altura”, realiza una comparación de sus datos con los datos que
 149 obtuvieron Whympner (1892) y Moret (2005), obteniéndose los siguientes resultados: *Dyscolus*
 150 *rotundiceps* y *Pelmatellus colombianus*, se encontraron en un rango altitudinal más alto de lo
 151 previamente reportado. *Dyscolus alpinus*, *Dyscolus orthomus*, *Dyscolus oopteroides* y *Dyscolus*
 152 *megacephalus* se mantienen en el mismo rango altitudinal, pero el número de individuos para cada
 153 especie porcentualmente ha bajado. En el caso de *Blennidus mucronatus* y *Dercylus cordicollis*, no
 154 solo que han migrado de su rango altitudinal a uno más alto, sino que además su población porcentual

155 ha disminuido. Estas evidencias, concluye, justifican un desplazamiento de las especies en sus áreas
 156 de distribución hacia latitudes más al norte (Régnière 2009).
 157 Araúz (2013) en colaboración con Moret (2009) mencionan en su artículo, “Altitudinal distribution,
 158 diversity and endemism of Carabidae (Coleoptera) in the paramos of Ecuadorian Andes” que, a
 159 diferencia de la tendencia global de reducción de especies desde los 4.200 m hacia arriba, en los
 160 trópicos la riqueza de especies alcanza su punto más alto entre 3.800- 4.000 m.s.n.m y 4.200 – 4.400
 161 m.s.n.m; señalando además que el recambio de especies entre el páramo de pajonal y el superpáramo
 162 es significativamente alto en montañas secas especialmente en la cordillera occidental.
 163 La existencia de muestreos documentados realizados por Whympers (1892) y Araúz (2013), permiten
 164 que Moret et al (2016) realice una investigación sobre, “Climate warming effects in the tropical
 165 Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador” para evaluar el
 166 impacto del cambio climático en la biodiversidad del ecosistema tropical alto andino del páramo. Los
 167 análisis entre dos períodos de tiempo 1985/1986 y 2013/2014 proporcionan una imagen más amplia
 168 sobre los cambios ocurridos entre este intervalo, por lo que las comparaciones han demostrado que el
 169 límite inferior de la comunidad de Carábidos de superpáramo se movió hacia arriba, alrededor de
 170 4.300 m.s.n.m en 1985/86 hasta aproximadamente los 4.400 m.s.n.m en 2013/14. De acuerdo con
 171 otros estudios de Brambilla y Gobbi (2014); Menéndez et al (2014); Pizzolotto et al (2014), se puede
 172 concluir que la respuesta al cambio climático entre diferentes especies varía dependiendo su grado de
 173 especialización, tolerancia a la temperatura y a sus recursos alimenticios.
 174 Las recientes investigaciones sobre Carabidae en Ecuador han sido llevadas a cabo por Moret et al.
 175 (2020), en su artículo, “When the Ice Has Gone: Colonisation of Equatorial Glacier Forelands by
 176 Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae)”. Donde se evalúa por primera vez la sucesión primaria de
 177 los escarabajos Carabidae a lo largo de áreas recientemente descongeladas de dos glaciares andinos
 178 tropicales (Antisana y Carihuairazo, Ecuador), mostrando que, en ambos volcanes, la diversidad de
 179 especies y la distinción taxonómica no se relacionaron positivamente con la edad de desglaciación;
 180 así como también muestra que los glaciares ecuatoriales están siendo colonizados por especies
 181 pioneras.
 182 Moret y Murienne (2020), proporcionan el último artículo, “Integrative taxonomy of the genus
 183 *Dyscolus* (Coleoptera, Carabidae, Platynini) in Ecuadorian Andes”, mencionando veinte y cinco
 184 nuevas especies de *Dyscolus* la mayoría de ellas microendémicas. Así también se redefine la posición
 185 taxonómica de los miembros ecuatoriales del género *Dyscolus* con el uso de datos moleculares.
 186 Todos estos aportes generados por naturalistas, especialistas, investigadores, colecciones y notas
 187 biológicas han permitido ahondar sobre el conocimiento de los Carábidos, conocer su diversidad,
 188 características y su rol ecológico. La información recolectada durante los dos últimos siglos, ha
 189 permitido tener una idea clara sobre el conocimiento de las comunidades de carábidos en el país
 190 (Moret 2005).

191
 192 **Características de los Carabidae para estudios ambientales.**

193 Los Carábidos se encuentran entre las familias de escarabajos más ricas en especies, y su
 194 conocimiento a través de la investigación ha crecido en Ecuador, siendo evaluados entre los 3.500 a
 195 5.000 m.s.n.m. (Moret 2009). En el ecosistema tropical alto andino de páramo, distribuidos entre los
 196 tres cinturones de vegetación (subpáramo, páramo y superpáramo) son un grupo muy exitoso (Moret
 197 2005, León-Yáñez 1993, Gobbi et al. 2018, Acosta-Solís 1968, Cañadas 1983, Cuatrecasas 1958,
 198 Harling 1979, Ramsay y Oxley 1997). En consecuencia la elección de la familia Carabidae como
 199 bioindicador se da por varias ventajas: i) La captura es relativamente fácil a través de muestreo activo
 200 (colecta manual) o muestreo pasivo (trampas pitfall, trampas pegajosas y redes de barrido) (Barber
 201 1931, Buchholz et al. 2010, Gobbi et al. 2018). ii) La gran mayoría tiene una distribución geográfica
 202 muy restringida, siendo sensibles a cambios ambientales, como la temperatura, desecación y su
 203 incapacidad de volar largas distancias, permite que, el grado de endemismo de los Carabidae de
 204 páramo sea muy alto, por lo tanto se puede llegar a tener un conocimiento completo de las especies
 205 (Martínez y Ball 2003, Moret 2005). iii) En la naturaleza han influido dentro de las cadenas tróficas
 206 como depredadores generalistas (Scampini et al. 2002), sin embargo, en estudios más detallados se

207 ha demostrado que existen depredadores especialistas de grupos como Collembola, larvas de
 208 mariposa, larvas de Endomychidae, áfidos, Psocoptera, huevos de grilloalpípidos y los estadios
 209 inmaduros de hormigas y termitas (Aráuz 2013). Unas pocas especies son completamente herbívoras,
 210 principalmente de semillas y hongos (Martínez 2005, Lietti et al. 2000, Arndt y Kirmse 2002, Honek
 211 et al. 2003, Meijer 1975, Rossi y Santamaria 2008, Erwin y Zamorano 2014). iv) Es uno de los taxones
 212 más usados en estudios de ecología, fragmentación y monitoreos de hábitat, así como también
 213 biocontroles potenciales de herbívoros de plagas agrícolas (Erwin et al. 1979, Thiele 1977, Lövei y
 214 Sunderland 1996, Davies y Margules 1998, Thacker 1996, Yábar et al. 2006, Sunderland 2002, White
 215 et al. 2012).

217 **Situación y Perspectiva en Ecuador**

218 Actualmente el conocimiento taxonómico de los Carabidae de páramo en el Ecuador, se basa en 8500
 219 especímenes encontrados sobre los 3.400 m.s.n.m.; de este número 2.481 especímenes fueron
 220 colectados por Pierre Moret entre varios períodos de trabajo de campo (1.984–1.986, julio-agosto de
 221 1.988, abril de 1.991, enero de 1.995, julio-agosto de 1.998, julio de 2.001) en 28 páramos, Alao-
 222 Culebrillas, Atacazo, Atillo-Ayapungu, Carihuairazo-Chimborazo, Cayambe, Chiles, Corazón,
 223 Cordillera Lagunillas, Cotacachi, Cotopaxi, Cubillín-Quilimas, El Altar, Guamaní, Imbabura,
 224 Illiniza, Illuchi-Pisayambo, Llanganatis (Cerro Jaramillo), Matanga-Zapote Mojanda, Nudo de
 225 Azuay, Nudo de Cajas, Pasochoa, Pichincha, Quilotoa, , Sangay, San Juan-Chanlor, Tinajillas,
 226 Tungurahua, y el resto por 31 recolectores o equipos de recolectores entre 1.853 y 2.002 (Moret 2005)
 227 (Moret 2009). Posteriormente el número de especímenes recolectados aumentó a 13.800 entre los
 228 años 2.015 a 2.017 provenientes de los muestreos en campo de 17 montañas de la Cordillera de los
 229 Andes, Volcán Chiles (3.800–4.600 m), Volcán Cayambe (3.900–4.800 m), Volcán Cotacachi
 230 (3.900–4.550 m), Guamaní–Papallacta área (Paso de la Virgen, Termas Jamanco, Guango Lodge,
 231 2.700–4.350 m), Volcán Antisana (4.000–5.000 m), Volcán Pichincha (Guagua Pichincha, Rucu
 232 Pichincha, 3.800–4.700 m), Tandayapa–Bellavista Lodge (2.000–2.100 m), Otonga reserve (1.800–
 233 2.000 m), Volcán Illiniza (4.100–4.800 m), Volcán Cotopaxi (3.700–4.900 m), Volcán Quilindaña
 234 (4.100–4.500 m), Llanganatis (Cerro Jaramillo, 4.000–4.300 m), Volcán Carihuairazo (4.200–4.800
 235 m), Volcán Chimborazo (4.500–5.000 m), Ayapungu massif (Cerro Azul, Cerro Pulpito, Cerro
 236 Tintillán, 3.900–4.400 m), Parque Nacional Podocarpus (Estación Cajanuma, Estación El Colibri,
 237 2.000–3.000 m), Parque Nacional Yacuri (2.600–3.550 m) (Moret y Muriene 2020). Por lo que, el
 238 conteo previo de 204 especies que pertenecen a 16 géneros y 8 tribus (Moret 2005, Moret 2009),
 239 debería aumentar. (Tabla 1).

240 Dada su incapacidad de volar hace que su rango de distribución sea reducido, propiciando al
 241 endemismo, rasgo por el cual, cualquier cambio ambiental, altera la dinámica de sus comunidades, lo
 242 cual los convierte en indicadores biológicos muy valiosos para los entomólogos y ecólogos (Moret
 243 2009). Sin embargo, siendo Ecuador un país con una amplia diversidad, todavía se sabe bastante poco
 244 sobre ciertos temas que, en otras latitudes se tiene investigaciones sobre los mismos. Mencionaré
 245 algunos temas en particular: asociaciones con arañas (Gobbi y Brambilla 2016, Gobbi et al. 2017);
 246 asociaciones con quironómidos (Lencioni y Gobbi 2018); asociaciones con plantas (da Matta et al.
 247 2017); bioindicadores (Rainio y Niemelä 2003); contenidos estomacales (Hatteland et al. 2011,
 248 Jelaska et al. 2014); contaminación con metales (Pizzolotto et al. 2013); ensamblaje de comunidades
 249 (Negro et al. 2007); ecología y conservación (Pizzolotto et al. 2003, Lövei 2008); filogenias (Ober
 250 2002, Maddison et al. 2019); interacción con el ambiente (Wikars 1997, Butterfield 1997, Wikars y
 251 Schimmel 2001, Gongalsky et al. 2003, Gongalsky et al. 2006, Gobbi et al. 2007); patrones de
 252 diversidad (Brandmayr et al. 2003); rangos altitudinales (Maveety et al. 2011, Pizzolotto et al. 2016);
 253 revisiones (Kotze et al. 2011).

255 **Comentario final.**

257 Los Carabidae tienen importancia histórica dentro del orden por su abundancia, diversidad y
 258 adaptaciones. El avance de los estudios taxonómicos de los Carabidae desde Humboldt hasta Pierre

259 Moret, han proporcionado un robusto inventario de biodiversidad y ecología de la PUCE, (más de
 260 204 especies, en especial con Carabidae de páramos), además de las ventajas que presenta como
 261 bioindicador, hacen de los Carabidae de los páramos y superpáramos de los Andes, un grupo de
 262 insectos propicios para poder estudiar los efectos del Cambio Climático, la contaminación ambiental,
 263 efectos de turismo, incendios, sobrepastoreo y también estudios básicos sobre biogeografía, ecología,
 264 fisiología. La información presentada en esta revisión es una lista de especies descritas, así como
 265 registradas en Ecuador hasta 2023, con base en estudios publicados. Se espera en el futuro poder
 266 abordar otros aspectos que aún permanecen ocultos en la biología de estos organismos, por ende, se
 267 estima que el número de especies actualmente mencionadas es muy inferior a la diversidad real.

268 **Referencias Bibliográficas**

- 269 Acosta-Solís M. 1968. Divisiones fitogeográficas y formaciones geobotánicas de Ecuador. Quito:
 270 Casa de la Cultura Ecuatoriana.
- 271 Aráuz M de los Á. 2013. Cambio climático e insectos: Elaboración de una línea base con Carabidae
 272 de altura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- 273 Arndt E, Kirmse S. 2002. Adaptation to seed-feeding in ground beetles (Coleoptera: Carabidae:
 274 Harpalini) of south Venezuela. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 37(2):151–157.
 275 doi:10.1076/snfe.37.2.151.8581.
- 276 Barber HS. 1931. Traps for cave inhabiting insects. *J Elisha Mitchell Sci Soc.* 46:259–266.
- 277 Barragán AR, Dangles O, Cardenas RE, Onore G. 2009. The History of Entomology in Ecuador.
 278 *Ann la Soc Entomol Fr.* 45(4):410–423. doi:10.1080/00379271.2009.10697626.
- 279 Bates HW. 1892. Coleoptera. In: Whymper, E. Supplementary appendix to travels amongst the
 280 great Andes of the Equator. London Uk: John Murray.
- 281 Bell RT. 1999. Rhysodini. [accessed 2020 Feb 25]. <http://tolweb.org/Rhysodini/67/1999.12.14>.
- 282 Beutel RG. 1998. Trachypachidae and the phylogeny of Adephaga (Coleoptera). In: Ball GE,
 283 Casale A, Vigna Taglianti, A, editores. Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera:
 284 Adephaga). Proceedings of a Symposium XX International congress of entomology. Florencia:
 285 Museo Regionale de Scienze Naturali (ATTI). p. 543.
- 286 Beutel RG, Kristensen N. 2005. Handbook of Zoology: Morphology and Systematics
 287 (Archostemata, Adephaga, Myxophaga). Berlin: Walter de Gruyter.
- 288 Beutel RG, Ribera I, Fikáček M, Vasilikopoulos A, Misof B, Balke M. 2019. The morphological
 289 evolution of the Adephaga (Coleoptera). *Syst Entomol.* 45(2):378–395. doi:10.1111/syen.12403.
- 290 Beutel RG, Yan E, Richter A, Büsse S, Miller KB, Yavorskaya M, Wipfler B. 2017. The head of
 291 *Heterogyrus milloti* (Coleoptera: Gyrinidae) and its phylogenetic implications. *Arthropod Syst*
 292 *Phylogeny.* 75(2):261–280.
- 293 Borror DJ, Triplehorn CH JN. 1989. An introduction to the study of Insects. 6ta Edició.
 294 Philadelphia: Saunders College Publishing.
- 295 Bousquet Y. 2012. Catalogue of Geadephaga (Coleoptera, Adephaga) of America, North of
 296 Mexico. *Zookeys.* 245:1–1722. doi:10.3897/zookeys.245.3416.
- 297 Brambilla M, Gobbi M. 2014. A century of chasing the ice: Delayed colonisation of ice-free sites
 298 by ground beetles along glacier forelands in the Alps. *Ecography (Cop).* 37(1):33–42.
 299 doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00263.x.
- 300 Brandmayr P, Pizzolotto R, Scalercio S, Algieri MC, Zetto T. 2003. Diversity Patterns of Carabids
 301 in the Alps and the Apennines. :307–317. doi:10.1007/978-3-642-18967-8_17.
- 302 Buchholz S, Jess AM, Hertenstein F, Schirmel J. 2010. Effect of the colour of pitfall traps on their
 303 capture efficiency of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae), spiders (Araneae) and other
 304 arthropods. *Eur J Entomol.* 107:277–280. doi:10.14411/eje.2010.036.
- 305 Butterfield J. 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations.
 306 *Ecography (Cop).* 20(6):614–625. doi:10.1111/j.1600-0587.1997.tb00430.x.
- 307 Campos Ribadeneira F. 1926. Contribución al estudio de los Insectos del Callejón interandino. *Rev*
 308 *del Col Nac Vicente Rocafuerte, Guayaquil.* 8:1–40.
- 309 Cañadas L. 1983. El mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. Quito: Banco Central del Ecuador.
- 310 Casale A, Sciaky R. 1986. Un nuovo *Oxytrechus* dell'Ecuador (Coleoptera, Carabidae). *Boll del*

- 311 Mus Reg di Sci Nat - Torino. 4(2):483–488.
- 312 Chaudoir M. 1878. Révision des genres Onychopterygia, Dicranoncus et Colpodes. Ann la Société
313 Entomol Fr. 8(5):275–382.
- 314 Choate P. 1999. Introduction to the Identification of Beetles (Coleoptera). Dichotomous Keys to
315 Some Fam Florida Coleopt.:23–33.
- 316 Costa C, Vanin S, Casari-Chen S. 1988. Larvas de Coleoptera do Brasil. Brasil: Museu de Zoologia,
317 Universidade de São Paulo.
- 318 Cuatrecasas J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev la Acad Colomb Ciencias
319 Exactas. 10:221–264.
- 320 Davies KF, Margules CR. 1998. Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: Experimental
321 evidence. J Anim Ecol. 67(3):460–471. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00210.x.
- 322 Deuve T. 2001. Nouveaux Trechinae des Philippines, du Sikkim, du Népal, de la Chine et de
323 l'Equateur (Coleoptera, Trechidae). Bull la Société Entomol Fr. 106(1):43–50.
- 324 Deuve T. 2002. Nouveaux Trechinae et Bembidiinae de l'Equateur, de la Chine et du Laos
325 [Coleoptera, Trechidae]. Rev française d'Entomologie. 24(3):151–160.
- 326 Donoso DA, Salazar F, Maza F, Cárdenas RE, Dangles O. 2009. Diversity and distribution of type
327 specimens deposited in the Invertebrate section of the Museum of Zoology QCAZ, Quito, Ecuador.
328 Ann la Société Entomol Fr. 45(4):437–454. doi:10.1080/00379271.2009.10697628.
- 329 Erwin TL. 1979. Review of the natural history and evolution of ectoparasitoid relationships in
330 carabid beetles. In: Erwin TL, Ball GE, Whitehead DR, Halpern AL, editores. Carabid Beetles:
331 Their Evolution, Natural History, and classification. Dr W Junk Publisher. p. 479–484.
- 332 Erwin TL. 1991. Natural history of the carabid beetles at the BIOLAT Biological Station, Rio
333 Manu, Pakitza, Peru. Rev Peru Entomol. 33:1–85.
- 334 Erwin TL, Ball GE, Whitehead DR, Halpern AL. 1979. Carabid beetles: their evolution, natural
335 history, and classification Proceedings of the first International Symposium of Carabidology. The
336 Hague: Dr. W. Junk.
- 337 Erwin TL, Zamorano LS. 2014. A synopsis of the tribe lachnophorini, with a new genus of
338 neotropical distribution and a revision of the neotropical genus asklepias liebke, 1938 (Insecta,
339 Coleoptera, Carabidae). Zookeys. 108:1–108. doi:10.3897/zookeys.430.8094.
- 340 Forsythe TG. 1982. The Coleopterists Society. Coleopt Bull. 36(1):26–73. doi:10.1649/0010-065x-
341 72.1.215.
- 342 Giglio A, Brandmayr P, Talarico F, Brandmayr TZ. 2011. Current knowledge on exocrine glands in
343 carabid beetles: Structure, function and chemical compounds. Zookeys. 100:193–201.
344 doi:10.3897/zookeys.100.1527.
- 345 Gobbi M, Ballarin F, Brambilla M, Compostella C, Isaia M, Losapio G, Maffioletti C, Seppi R,
346 Tampucci D, Caccianiga M. 2017. Life in harsh environments: carabid and spider trait types and
347 functional diversity on a debris-covered glacier and along its foreland. Ecol Entomol. 42(6):838–
348 848. doi:10.1111/een.12456.
- 349 Gobbi M, Barragán Á, Brambilla M, Moreno E, Pruna W, Moret P. 2018. Hand searching versus
350 pitfall trapping: how to assess biodiversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in high
351 altitude equatorial Andes? J Insect Conserv. 22(3–4):533–543. doi:10.1007/s10841-018-0082-8.
352 http://dx.doi.org/10.1007/s10841-018-0082-8.
- 353 Gobbi M, Brambilla M. 2016. Patterns of spatial autocorrelation in the distribution and diversity of
354 carabid beetles and spiders along Alpine glacier forelands. Ital J Zool. 83(4):600–605.
355 doi:10.1080/11250003.2016.1223186.
- 356 Gobbi M, Rossaro B, Vater A, De Bernardi F, Pelfini M, Brandmayr P. 2007. Environmental
357 features influencing Carabid beetle (Coleoptera) assemblages along a recently deglaciated area in
358 the Alpine region. Ecol Entomol. 32(6):682–689. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00912.x.
- 359 Gongalsky KB, Midtgaard F, Overgaard HJ. 2006. Effects of prescribed forest burning on carabid
360 beetles (Coleoptera : Carabidae): a case study in south-eastern Norway. Entomol Fenn. 17(3):325–
361 333. doi:10.1109/TIFS.2015.2512559.
- 362 Gongalsky KB, Wikars LO, Persson T. 2003. Dynamics of pyrophilous carabids in a burned pine

- 363 forest in Central Sweden. *Balt J Coleopterol.* 3(2):107–111.
- 364 Gustafson GT, Prokin AA, Bukontaite R, Bergsten J, Miller KB. 2017. Tip-dated phylogeny of
365 whirligig beetles reveals ancient lineage surviving on Madagascar. *Sci Rep.* 7(1):8619.
366 doi:10.1038/s41598-017-08403-1. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-08403-1>.
- 367 Harling G. 1979. The vegetation types of Ecuador: A brief survey. In: Larsen K. y Holm-Nielsen L.
368 *Tropical Botany.* Londres: Academic Press.
- 369 Hatteland BA, Symondson WOC, King RA, Skage M, Schander C, Solhøy T. 2011. Molecular
370 analysis of predation by carabid beetles (Carabidae) on the invasive Iberian slug *Arion lusitanicus*.
371 *Bull Entomol Res.* 101(6):675–686. doi:10.1017/S0007485311000034.
- 372 Holland JM, Luff ML. 2000. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate
373 agroecosystems. *Integr Pest Manag Rev.* 5(2):109–129. doi:10.1023/A:1009619309424.
- 374 Honek A, Martinkova Z, Jarosik V. 2003. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *Eur J*
375 *Entomol.* 100(4):531–544. doi:10.14411/eje.2003.081.
- 376 Jeannel R. 1927. Monographie des Trechinae (deu-xième livraison). L´Abeille. 33:1–592.
- 377 Jelaska LŠ, Franjević D, Jelaska SD, Symondson WOC. 2014. Prey detection in carabid beetles
378 (Coleoptera: Carabidae) in woodland ecosystems by PCR analysis of gut contents. *Eur J Entomol.*
379 111(5):631–638. doi:10.14411/eje.2014.079.
- 380 Kipling W, Maddison DR. *Harpalinae.* [accessed 2020 Feb 25].
381 <http://tolweb.org/Harpalinae/100/2006.07.07>.
- 382 Kotze JD, Brandmayr P, Casale A, Dauffy-Richard E, Dekoninck W, Koivula MJ, Lövei GL,
383 Mossakowski D, Noordijk J, Paarmann W, et al. 2011. Forty years of carabid beetle research in
384 Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat
385 assessment and conservation. *Zookeys.* 100:55–148. doi:10.3897/zookeys.100.1523.
- 386 Lancaster J, Downes BJ. 2013. *Aquatic Entomology.* Iera Edici. United Kingdom: Oxford
387 University Press.
- 388 Leleup N. 1968. Mission Zoologique Belge aux Îles Galápagos et en Ecuador, 1964-1965: Résultats
389 scientifique, I., Fondation Charles Darwin pour les Galapagos. Bruxelles.
- 390 Lencioni V, Gobbi M. 2018. Do carabids (Coleoptera: Carabidae) and chironomids (Diptera:
391 Chironomidae) exhibit similar diversity and distributional patterns along a spatio-temporal gradient
392 on a glacier foreland? *J Limnol.* 77:187–195. doi:10.4081/jlimnol.2018.1794.
- 393 León-Yáñez S. 1993. Estudio ecológico y fitogeográfico de la vegetación del páramo de Guamaní,
394 Pichincha-Napo, Ecuador. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- 395 Lietti M, Montero G, Faccini D, Nisensohn L. 2000. Evaluación del consumo de semillas de
396 malezas por *Notiobia (Anisotarsus) cupripennis* (Germ.) (Coleoptera: Carabidae). *Pesqui Agropecu*
397 *Bras.* 35(2):331–340. doi:10.1590/s0100-204x2000000200012.
- 398 Lindroth CH. 1954. Die larve von *Lebia chlorocephala* Hoffm.(Coleoptera:Carabidae). *Opusc*
399 *Entomol.* 19:29–33.
- 400 Lorenz W. 1998. Systematic list of extant ground beetles of the world (insecta, Coleoptera
401 “Geadephaga”: Trachypachidae and Carabidae incl. Paussinae, Cicindelinae, Rhysidinae).
402 Germany: Privately published, Tutzing.
- 403 Lövei G. L. 2008. Ecology and conservation biology of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in
404 an age of increasing human dominance.
- 405 Lövei G. L, Sunderland KD. 1996. Ecology and behavior of ground beetles. *Annu Rev Entomol.*
406 41(1):231–256. doi:10.1146/annurev.en.41.010196.001311.
- 407 Maddison DR. 1995. *Adephaga.* [accessed 2020 Feb 25].
408 <http://tolweb.org/Adephaga/8875/1995.01.01>.
- 409 Maddison DR, Toledano L. 2012. A new species of *Bembidion (Ecuadion)* from Ecuador (Coleoptera,
410 Carabidae, Bembidiini), with a key to members of the *georgeballi* species group. *ZooKeys* 249: 51–
411 60. doi: 10.3897/ zookeys.249.4149
- 412 Maddison DR, Kanda K, Boyd OF, Faille A, Porch N, Erwin TL, Roig-Juñent S. 2019. Phylogeny
413 of the beetle supertribe Trechitae (Coleoptera: Carabidae): Unexpected clades, isolated lineages,
414 and morphological convergence. *Mol Phylogenet Evol.* 132:151–176.

- 415 doi:10.1016/j.ympcv.2018.11.006.
- 416 Martínez C. 2005. Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Bogotá D.
- 417 C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.
- 418 Martínez C, Ball GE. 2003. Los Platynini (Coleoptera: Carabidae) de Colombia. *Biota Colomb.*
- 419 4(2):175–186.
- 420 Mateu J. 1970. Sur un nouveau *Mimodromius* (Col. Carabidae Lebiinae) des montagnes de
- 421 l'Écuador. *Mission Zoologique Belge aux Îles Galápagos et en Ecuador.* Bruxelles. 2:173–179.
- 422 Mateu J. 1988. Nouvelles espèces du genre *Oxytrechus* Jeannel récoltées en Equateur (Coleoptera,
- 423 Carabidae). *Nouv Rev d'Entomologie.* 5(4):305–313.
- 424 Mateu J. 1991. Sur le genre *Oxytrechus* Jeannel, 1927, avec la description de nouvelles espèces de
- 425 l'Equateur et de la Colombie (Coleoptera, Carabidae, Trechinae). *Eos (Washington DC).* 67:71–83.
- 426 Mateu J. 1998. Contribution à la connaissance du genre *Paratrechus* Jeannel (Coleoptera, Carabidae,
- 427 Trechini). *Nouv Rev d'Entomologie.* 15(4):371–390.
- 428 Mateu J, Moret P. 2001. Cinq nouveaux *Paratrechus* de l'Equateur [Coleoptera, Carabidae,
- 429 Trechini]. *Rev française d'Entomologie.* 23(1):93–100.
- 430 da Matta DH, Cividanes FJ, Silva RJ, Batista MN, Otuka AK, Correia ET, de Matos STS. 2017.
- 431 Hábito alimentar de Carabidae (Coleoptera) associado com plantas herbáceas e fenologia de
- 432 algodão colorido. *Acta Sci - Agron.* 39(2):135–142. doi:10.4025/actasciagron.v39i2.32593.
- 433 Maveety SA, Browne RA, Erwin TL. 2011. Carabidae diversity along an altitudinal gradient in a
- 434 Peruvian cloud forest (Coleoptera). *Zookeys.* 147:651–666. doi:10.3897/zookeys.147.2047.
- 435 McKenna DD, Shin S, Ahrens D, Balke M, Beza-Beza C, Clarke DJ, Donath A, Escalona HE,
- 436 Friedrich F, Letsch H, et al. 2019. The evolution and genomic basis of beetle diversity. *Proc Natl*
- 437 *Acad Sci U S A.* 116(49):24729–24737. doi:10.1073/pnas.1909655116.
- 438 Mckenna DD, Wild AL, Kanda K, Bellamy CL, Beutel RG, Caterino MS, Farnum CW, Hawks DC,
- 439 Ivie MA, Jameson ML, et al. 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-
- 440 Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Syst Entomol.*
- 441 40(4):835–880. doi:10.1111/syen.12132.
- 442 Meijer J. 1975. Carabid (Coleoptera, Carabidae) migration studied with Laboulbeniales
- 443 (Ascomycetes) as biological tags. *Oecologia.* 19(2):99–103. doi:10.1007/BF00369094.
- 444 Menéndez R, González-Megías A, Jay-Robert P, Marquéz-Ferrando R. 2014. Climate change and
- 445 elevational range shifts: Evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Glob Ecol*
- 446 *Biogeogr.* 23(6):646–657. doi:10.1111/geb.12142.
- 447 Moret P. 1989a. Un *Migadopidae* sans strie surnuméraire des Andes de l'Equateur: *Aquilex*
- 448 *diabolicola* gen. nov., sp. nov. (Coleoptera, Caraboidea). *Nouv Rev d'Entomologie.* 6(3):245–257.
- 449 Moret P. 1989b. Le genre *Agonum* Bonelli en Equateur (Coleoptera, Carabidae). *Elytron.* 3:69–77.
- 450 Moret P. 1990a. Les *Dyscolus* de l'Equateur: nouvelles espèces et nouvelles données faunistiques
- 451 (Coleoptera, Caraboidea, Platyninae). *Boll del Mus Reg di Sci Nat - Torino.* 8(1):197–213.
- 452 Moret P. 1990b. Les *Dyscolus* équatoriens du groupe *bucculentus* sp. nov. (Coleoptera, Harpalidae).
- 453 *Nouv Rev d'Entomologie.* 7(3):271–281.
- 454 Moret P. 1990c. Volcanisme et spéciation dans les Andes: à propos de deux nouveaux *Dyscolus*
- 455 *orophiles* [Col. Caraboidea Platyninae]. *Bull la Société Entomol Fr.* 95(5–6):169–174.
- 456 Moret P. 1993. Les *Dyscolus* de l'Equateur: révision des espèces à élytres achètes (1ère partie)
- 457 [Coleoptera, Harpalidae, Platyninae]. *Rev française d'Entomologie.* 15(1):1–13.
- 458 Moret P. 1995. Contribution à la connaissance du genre néotropical *Blennidus* Motschulsky, 1865.
- 459 1ère partie (Coleoptera, Harpalidae, Pterostichinae). *Bull la Société Entomol Fr.* 100(5):489–500.
- 460 Moret P. 1996a. Mise au point taxinomique sur le genre *Dyscolus* Dejean et description de cinq
- 461 espèces nouvelles (Caraboidea, Harpalidae, Platynini). *Boll del Mus Reg di Sci Nat - Torino.*
- 462 14(1):491–503.
- 463 Moret P. 1996b. Trois nouvelles synonymies dans le genre *Dyscolus* (Col. Caraboidea). *Nouv Rev*
- 464 *d'Entomologie.* 13(3):282.
- 465 Moret P. 1996c. Contribution à la connaissance du genre néotropical *Blennidus* Motschulsky, 1865.
- 466 2ème partie (Coleoptera, Harpalidae, Pterostichinae). *Rev française d'Entomologie.* 18(1):1–10.

- 467 Moret P. 1998. Les *Dyscolus* de la zone périglaciaire des Andes équatoriennes (Coleoptera,
468 Harpalidae, Platyninae). Bull la Société Entomol Fr. 103(1):11–28.
- 469 Moret P. 2000. Le genre *Pelmatellus* Bates dans l'étage montagnard des Andes équatoriales
470 (Coleoptera, Carabidae, Harpalini). Nouv Rev d'Entomologie. 17(1):215–232.
- 471 Moret P. 2001. El género *Bradycellus* Erichson, 1837 en los Andes de Ecuador (Coleoptera:
472 Carabidae: Harpalini). Zapateri - Rev Aragon Entomol. 9:25–29.
- 473 Moret P. 2005. Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. Sistemática,
474 ecología y biogeografía. Pontif Univ Católica del Ecuador.
- 475 Moret P. 2009. Altitudinal distribution, diversity and endemism of carabidae (coleoptera) in the
476 páramos of ecuadorian andes. Ann la Soc Entomol Fr. 45(4):500–510.
477 doi:10.1080/00379271.2009.10697632.
- 478 Moret P, Aráuz M de los Á, Gobbi M, Barragán Á. 2016. Climate warming effects in the tropical
479 Andes: first evidence for upslope shifts of Carabidae (Coleoptera) in Ecuador. Insect Conserv
480 Divers. 9(4):342–350. doi:10.1111/icad.12173.
- 481 Moret P, Barragán, Moreno E, Cauvy-Fraunié S, Gobbi M. 2020. When the Ice Has Gone:
482 Colonisation of Equatorial Glacier Forelands by Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). Neotrop
483 Entomol. 49(2):213–226. doi:10.1007/s13744-019-00753-x.
- 484 Moret P, Bousquet Y. 1995. Le sous-genre *Dercylus* (*Licinodercylus*) Kuntzen, 1912: position
485 systématique, révision des espèces et description de la larve (Carabidae, Dercylini). Can Entomol.
486 127:753–798.
- 487 Moret P, Muriene J. 2020. Integrative taxonomy of the genus *dyscolus* (Coleoptera, carabidae,
488 platynini) in ecuadorian andes. Eur J Taxon. 2020(646):1–55. doi:10.5852/ejt.2020.646.
- 489 Moret P, Toledano L. 2002. Ecuadion, nouveau sous-genre de *Bembidion* Latreille du páramo
490 équatorien (Coleoptera, Carabidae, Bembidiini). Boll del Mus Civ di Stor Nat di Venezia. 53:155–
491 205.
- 492 Negro M, Casale A, Migliore L, Palestrini C, Rolando A. 2007. The effect of local anthropogenic
493 habitat heterogeneity on assemblages of carabids (Coleoptera, Caraboidea) endemic to the Alps.
494 Biodivers Conserv. 16(13):3919–3932. doi:10.1007/s10531-007-9199-x.
- 495 Noonan GR. 1981a. South American species of the subgenus *Anisotarsus* Chaudoir (genus *Notiobia*
496 Perty: Carabidae: Coleoptera). Part I: Taxonomy and Natural History. Milwaukee Public Museum,
497 Contrib Biol Geol. 44:1–84.
- 498 Noonan GR. 1981b. South American species of the subgenus *Anisotarsus* Chaudoir (genus *Notiobia*
499 Perty: Carabidae: Coleoptera). Part II: Evolution and biogeography. Milwaukee Public Museum,
500 Contrib Biol Geol. 45:1–117.
- 501 Ober KA. 2002. Phylogenetic relationships of the carabid subfamily Harpalinae (Coleoptera) based
502 on molecular sequence data. Mol Phylogenet Evol. 24(2):228–248. doi:10.1016/S1055-
503 7903(02)00251-8.
- 504 Ober KA, Heider TN. 2010. Phylogenetic diversification patterns and divergence times in ground
505 beetles (Coleoptera: Carabidae: Harpalinae). BMC Evol Biol. 10(1):262. doi:10.1186/1471-2148-
506 10-262.
- 507 Papavero N, Llorente-Bousquets J, Schrocchi G, Espinosa Organist D. 1995. Historia de la biología
508 comparada desde el génesis hasta el siglo de las luces. UNAM.
- 509 Perrault G-G. 1991. Etudes sur les Carabidae des Andes septentrionales. VIII. Démembrement du
510 genre *Glyptolenus* Bates et description d'un genre voisin (Coleoptera). Nouv Rev d'Entomologie.
511 8(1):43–59.
- 512 Pizzolotto R, Albertini A, Gobbi M, Brandmayr P. 2016. Habitat diversity analysis along an
513 altitudinal sequence of alpine habitats: The carabid beetle assemblages as a study model. Period
514 Biol. 118(3):241–254. doi:10.18054/pb.2016.118.3.3924.
- 515 Pizzolotto R, Brandmayr P, Mazzei A. 2003. Carabid beetles in a Mediterranean Region:
516 biogeographical and ecological features. Eur Carabidology 2003 Proc 11th Eur Carabidologist
517 Meet. 114:243–254.
- 518 Pizzolotto R, Cairns W, Barbante C. 2013. Pilot research on testing the reliability of studies on

- 519 carabid heavy metals contamination. *Balt J Coleopterol.* 13(1):1–13.
- 520 Pizzolotto R, Gobbi M, Brandmayr P. 2014. Changes in ground beetle assemblages above and
521 below the treeline of the Dolomites after almost 30 years (1980/2009). *Ecol Evol.* 4(8):1284–1294.
522 doi:10.1002/ece3.927.
- 523 Ponomarenko AG. 1977. Suborder Adephaga. In: Arnoldi LV, Zherikin VV, Nikritin LM,
524 Ponomarenko AG, editores. Moscow: Trudy paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR.
525 p. 1–204.
- 526 Rainio J, Niemelä J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers.*
527 *Conserv.* 12, 487–506. *Biodivers Conserv.* 12(3):487–506.
- 528 Ramsay PM, Oxley ERB. 1997. The growth form composition of plant communities in the
529 Ecuadorian paramos. *Plant Ecol.* 131(2):173–192. doi:10.1023/A:1009796224479.
- 530 Régnière J. 2009. Predicción de la distribución continental de insectos a partir de la fisiología de las
531 especies. *Unasylva.* 60:37–42.
- 532 Ross H, Arnet R. 2000. *American Insects: A Handbook of the Insects of America North of Mexico.*
533 2da Edició. United States: CRC Press.
- 534 Rossi W, Santamaria S. 2008. New Laboulbeniales parasitic on endogean ground beetles.
535 *Mycologia.* 100(4):636–641. doi:10.3852/07-081R.
- 536 Scampini E, Cichino A, Centeno N. 2002. Especies de Carabidae (Coleoptera) Asociadas a
537 Cadáveres de Cerdo (*Sus scrofa*) en Santa Catalina (Buenos Aires, Argentina). *Rev la Soc*
538 *Entomológica Argentina.* 61(3–4):85–88.
- 539 Schlötter C. 2004. The evolution of molecular markers — just a matter of fashion? *Nat Rev.*
540 5(2):63–69. doi:10.1016/j.actao.2011.01.003.
- 541 Sciaky R. 1994. *Zoianillus acutipennis* n. gen. n. sp. from Ecuador (Coleoptera, Carabidae,
542 Bembidiinae). *Nouv Rev d'Entomologie.* 11:91–298.
- 543 Sømme L, Davidson R, Onore G. 1996. Adaptations of insects at high altitudes of Chimborazo,
544 Ecuador. *Eur J Entomol.* 93:313–318.
- 545 Straneo S. 1971. Sul grupo degli *Agrophoderus* Bates (Coleoptera, Carabidae). *Boll della Soc*
546 *Entomol Ital.* 103:137–142.
- 547 Sunderland KD. 2002. Invertebrate Pest Control by Carabids. In: Holland JM. *The Agroecology of*
548 *Carabid Beetles.* Andover: Hampshire. p. 165–214.
- 549 Thacker JRM. 1996. Carabidologist and fragmented habitats. *Tree.* 11(3):103–104.
- 550 Thompson RG. 1979. Larvae of North American Carabidae with a key to the tribes. In: Erwin TL,
551 Ball GE, Whitehead DR, Halpern AL, editores. *Carabid beetles: their evolution, natural history, and*
552 *classification (Proceedings of the First International Symposium of Carabidology, Smithsonian*
553 *Institution. Washington D.C.; The Hague: Dr. W. Junk Publishers.* p. 634.
- 554 Toledano L. 2008. Systematic notes on the Bembidiina of the northern Andes with particular
555 reference to the fauna of Ecuador (Coleoptera, Carabidae). *Memoirs on Biodiversity* 1: 81–130.
- 556 Uéno S. 1968. Occurrence of two new *Paratrechus* (Coleoptera, Trechinae) in Ecuador. *Bull Natl Sci*
557 *Museum Tokyo.* 11:341–349.
- 558 Vigna Taglianti A, Toledano L (2008) *Bembidion (Ecuadion) agonoides* n. sp. from Ecuador
559 (Coleoptera, Carabidae, Bembidiina). *Memoirs on Biodiversity.* 1: 77–80.
- 560 White WH, Erwin TL, Viator BJ. 2012. *Leptotrachelus dorsalis* (Coleoptera: Carabidae): A
561 Candidate Biological Control Agent of the Sugarcane Borer in Louisiana . *Florida Entomol.*
562 95(2):261–267. doi:10.1653/024.095.0203.
- 563 Whympers E. 1892. *Travels amongst the great Andes of the Equator.* London Uk: John Murray.
- 564 Wikars L-O. 1997. Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects. *Comprehensive*
565 *Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology.*
- 566 Wikars L-O, Schimmel J. 2001. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and
567 uncut pine forests. *For Ecol Manage.* 141(3):189–200. doi:10.1016/S0378-1127(00)00328-5.
- 568 Yábar E, Castro E, Meló L, Gianoli E. 2006. Predación de *Bembidion* sp., *Notiobia peruviana*
569 (Dejean) y *Metius* (Coleoptera: Carabidae) sobre huevos de *Premnotrypes latithorax* (Pierce)
570 (Coleoptera: Curculionidae) en condiciones de laboratorio. *Rev Peru Entomol.* 45:91–94.

571 Zapata G. 1997. Carabidae (Insecta: Coleoptera) del Ecuador: Catálogo, notas biogeográficas y
572 ecológicas. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
573

REMCB manuscrito aceptado