

Convocatoria AEET-SIBECOL de ayudas a proyectos de investigación ERC en ecología (12ª ed., 2022)

1. Datos de identificación.

Título de la propuesta	<i>Evolución del nicho térmico y potencial de rescate evolutivo frente al cambio climático de la biodiversidad subterránea</i>
Categoría	Consolidando la investigación
Nombre y apellidos del Beneficiario	Susana Pallarés Párraga
Datos de contacto: e-mail y teléfono	susana.pallares@um.es / 868 88 49 77
Departamento/Instituto/Grupo de Investigación/Otros	Universidad de Murcia / Departamento de Ecología e Hidrología / Grupo Ecología Acuática
Dirección, código postal, provincia	Departamento de Ecología, Facultad de Biología Universidad de Murcia - Campus de Espinardo 30100 Murcia

2. Memoria Técnica. Actividades y resultados de investigación

2.1. Introducción (Planteamiento, objetivos y justificación)

Los ecosistemas subterráneos, caracterizados por la ausencia de luz, una extremada estabilidad ambiental y escasez de recursos energéticos, presentan unas condiciones extremas para el desarrollo para la vida. Sin embargo, sustentan una buena y valiosa parte de la biodiversidad del planeta, con especies altamente especializadas y en muchos casos, endémicas con distribuciones muy restringidas. Además, precisamente por su extremada estabilidad y homogeneidad climática, el medio subterráneo es un excelente modelo para estudiar procesos evolutivos y evaluar los efectos del cambio climático en ecosistemas climáticamente estables^{1,2}. Recientes estudios sugieren que, debido a las extremas presiones selectivas anteriormente mencionadas, los mecanismos fisiológicos de tolerancia térmica pueden haber experimentado una regresión evolutiva durante la colonización del medio subterráneo y que la capacidad de cambio evolutivo de los límites térmicos es muy reducida en linajes subterráneos³.

Aunque las especies subterráneas han sido objeto de numerosos estudios evolutivos centrados en sus extremas adaptaciones morfológicas, que representan curiosos casos de regresión evolutiva⁴ (ej.: pérdida o reducción de ojos o despigmentación), ningún estudio ha explorado la evolución de rasgos fisiológicos que determinan la capacidad de estos organismos para hacer frente a los cambios ambientales. Esta cuestión es fundamental para estimar en qué medida las especies subterráneas podrán adaptarse al ritmo de aumento de la temperatura que impone el cambio climático. Para abordar esta cuestión se requiere un enfoque experimental, mediante el que se determinen los límites térmicos fisiológicos que las especies pueden tolerar. Estos datos, combinados con información filogenética, permitirán obtener estimas realistas de las tasas de evolución de la tolerancia

térmica en linajes subterráneos y su potencial de *rescate evolutivo* ante el cambio climático⁵.

En este contexto, el objetivo general planteado en este proyecto es reconstruir la evolución de la tolerancia al calor en un linaje de escarabajos subterráneos, con los objetivos específicos de: i) determinar si la estabilidad climática ha limitado el potencial de evolución de los mecanismos de tolerancia térmica y ii) predecir la vulnerabilidad de las especies al cambio climático considerando su tolerancia térmica y la capacidad de ajuste térmico evolutivo.

2.2. Descripción de la ejecución- Metodología

2.2.1 Grupo y área de estudio

El grupo de estudio es un clado de escarabajos de la tribu Leptodirini (familia Leiodidae) distribuidos por el noreste de la Península Ibérica y sur de Francia, desde Los Pirineos hasta la costa de Cataluña. Previamente a la ejecución del proyecto se disponía de la filogenia a nivel de especie⁶ del clado (116 especies) y de datos del límite superior de tolerancia térmica de 16 de esas especies, obtenidos en estudios previos^{7,8}.

2.2.2 Recolección de ejemplares y experimentos de tolerancia térmica

Durante la ejecución de este proyecto se han realizado 4 campañas de muestreo (marzo, julio y octubre de 2023 y abril de 2024), en las que se han recolectado ejemplares adultos de 9 especies en 9 cuevas (Tabla 1, Figura 1), de las cuales se ha estimado el límite térmico superior en el laboratorio, siguiendo la misma metodología de los estudios previos de tolerancia térmica de otras especies del clado^{7,8}. Los ejemplares fueron recolectados a mano con pinzas y/o aspiradores entomológicos y transportados al laboratorio del grupo de Ecología Acuática del Departamento de Ecología de la Universidad de Murcia en una nevera portátil a una temperatura similar a la de las cuevas en las que fueron recolectados (10-12 °C). La temperatura de cada cueva se midió *in situ* con un 'datalogger' (HOBO MX2301A, HOBO Onset, USA) (Tabla 1). Durante el transporte, los ejemplares se mantuvieron en botes con musgo, humedecidos frecuentemente, con tapas agujereadas para permitir la aireación (Figura 1). En el laboratorio se mantuvieron durante 2-3 días en recipientes de plástico con una capa de yeso como sustrato, tapados con film, en grupos de 10-15 individuos como máximo, dentro de cámaras climáticas con control de temperatura y humedad, a la misma temperatura de la cueva de cada especie, con humedad relativa >90% y en oscuridad (Figura 1). Tras ese periodo, se expusieron a distintas temperaturas durante 7 días (20, 23 y 25°C más un tratamiento control a la temperatura de la cueva – ver Tabla 1) y se registró la supervivencia diariamente.

TABLA 1. Especies recolectadas, localidades y temperatura medida *in situ* en cada cueva.

Especie	Localidad	Provincia	Temperatura (°C)
<i>Euryspeonomus eloseguiti</i>	Cueva de Los Cristinos	Navarra	9,1
<i>Stygiophies ribagorzanus</i>	Cova des Toscllasses	Huesca	10,5
<i>Speonomites auroxi</i>	Avenc de Sant Gervàs	Lleida	13,8
<i>Troglocharinus hustachei</i>	Cova Negra de Matasolana	Lleida	13,8
<i>Troglocharinus impellitieri</i>	Cova La Palomera	Lleida	11,2
<i>Parvospeonomus delarouzei</i>	Cueva de Rialb	Girona	11,9
<i>Troglocharinus mengeli</i>	Cueva de las Encantadas	Lleida	11,1
<i>Lagariella colominasi</i>	Cueva de Joan d'Os	Lleida	11,8
<i>Troglocharinus mercedesi</i>	Cueva de Sant Jaume	Barcelona	11,9

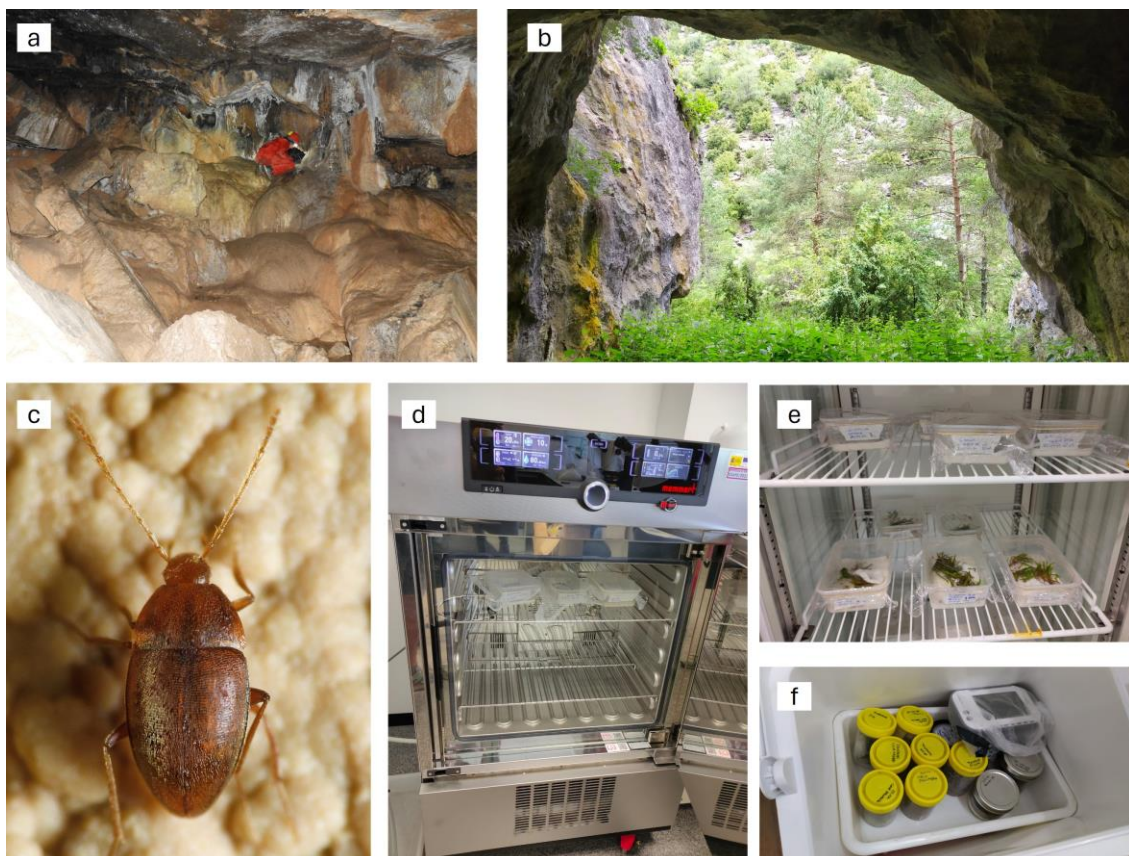


FIGURA 1. Cuevas donde se recolectaron algunas de las especies estudiadas (a: Cueva de Sant Jaume y b: Cova La Palomera), ejemplar de una de las especies del linaje estudiado (*Troglocharinus mercedesi*) (c), experimentos de tolerancia térmica en cámaras climáticas (d-e) y transporte de los ejemplares recolectados al laboratorio (f). Autores: Jorge Plaza (fotos de campo y laboratorio) y Adrià Miralles (foto de *T. mercedesi*).

Los datos de supervivencia se ajustaron a una regresión logística y se estimó la 'Temperatura Letal 50%' de cada especie (LT₅₀, por sus siglas en inglés) a los 7 días de exposición, como medida del límite térmico superior. Este valor representa la temperatura a la que el 50% de los ejemplares expuestos murieron tras 7 días.

2.2.3. Reconstrucción ancestral de la tolerancia al calor

Los datos del límite térmico superior de las 9 especies, obtenidos en nuestros experimentos, y de las otras 16 especies del clado, obtenidos en estudios previos^{7,8}, se combinaron con la filogenia del grupo⁶ para explorar distintas hipótesis sobre la evolución de la tolerancia térmica, hacer una reconstrucción ancestral de dicho rasgo y estimar tasas de cambio evolutivo. La reconstrucción de rasgos ancestrales se basa en un modelo evolutivo para recuperar los estados ancestrales. A partir de la información filogenética, estos modelos determinan la ruta que ha seguido la evolución del rasgo o carácter en cuestión y cuándo ocurrieron los eventos evolutivos⁹. Inicialmente, estos análisis se realizaron para dos conjuntos de especies:

- i) Exclusivamente las especies de las que se dispone de datos de tolerancia térmica medidos experimentalmente en este proyecto y en estudios previos (n = 22 especies). Para ello, del árbol filogenético, con un total de 116 especies, se eliminaron aquellas para las que no disponemos de datos de tolerancia térmica.
- ii) Incluyendo todas las especies del clado (n = 116 especies). En este caso, se infirió la tolerancia térmica de las especies de las que no se han obtenido datos experimentales a partir de la reconstrucción ancestral del límite térmico superior.

En el último caso se obtuvieron valores inferidos de tolerancia térmica con intervalos de confianza muy amplios, tanto para los nodos internos del árbol filogenético como para las especies de las que no se tenían datos experimentales. Por lo tanto, el resto de análisis descritos a continuación se han realizado con el primer conjunto de datos (22 especies), adoptando un enfoque conservativo. Está previsto abordar el análisis con todas las especies del clado próximamente, utilizando un modelo que actualmente está siendo perfeccionado, que relaciona la tolerancia térmica con caracteres morfológicos indicadores del grado de especialización al medio subterráneo⁷. Dichos caracteres están siendo actualmente medidos en ejemplares de 80 especies del clado. Este modelo permitirá obtener estimas más fiables de la tolerancia térmica de especies que no se han medido experimentalmente, a partir de medidas morfométricas de las mismas.

Señal filogenética: Para determinar si la tolerancia térmica muestra señal filogenética (es decir, una tendencia a que las especies filogenéticamente más próximas tengan tolerancias térmicas más similares), se calculó el valor de K de Blomberg¹⁰ y se testó la hipótesis de que el valor estimado de K es significativamente diferente de 0 (test de máxima verosimilitud con 1000 randomizaciones).

Modelos de evolución: Se testaron varios modelos de evolución de rasgos¹¹ (*Brownian motion*, *Early burst* y *Ornstein Uhlenbeck*) y se seleccionó el que mejor se ajustaba a los datos usando el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo seleccionado se utilizó para hacer la reconstrucción ancestral del límite térmico superior.

Tasas de evolución: Finalmente, usando los valores ancestrales reconstruidos de tolerancia térmica, se calcularon las tasas de evolución de la tolerancia térmica de varias maneras: i) se obtuvo el parámetro σ^2 (*Brownian rate parameter*) del modelo de

evolución *Brownian motion*, que estima la acumulación de variación fenotípica a lo largo del tiempo evolutivo en un linaje, ii) se estimó la tasa de cambio fenotípico para cada rama del árbol filogenético, dividiendo la diferencia entre los valores de LT_{50} del nodo inicial y final correspondiente (ΔLT_{50}) por la longitud de la rama (millones de años, Ma). A partir de estas estimas, se obtuvieron las tasas medias, mínimas y máximas de cambio evolutivo positivo y negativo de la tolerancia térmica para todo el linaje, que reflejan un aumento o una disminución del límite térmico superior, respectivamente. También se calculó la tasa media de cambio evolutivo (en términos absolutos) de cada especie a lo largo de toda su historia evolutiva, es decir, considerando todas las ramas que conectan cada especie con el ancestro común más antiguo del clado. Estas tasas se compararon con i) las tasas estimadas para el mismo linaje en un estudio anterior, en el que se consideró como medida de tolerancia térmica la temperatura media de las localidades donde habita cada especie³ y ii) las tasas de evolución del límite térmico fisiológico superior estimadas en otros grupos de ectotermos¹².

2.2.4. Base de datos de distribución geográfica del grupo de estudio

Paralelamente, se ha ampliado una base de datos de la distribución geográfica de la familia Leiodidae en los Pirineos y resto de la Península Ibérica, que se empezó a recopilar en un proyecto anterior ([proyecto CaveHeat](#)). Los datos añadidos a dicha base de datos han sido obtenidos mediante una exhaustiva búsqueda bibliográfica, muestreos propios y consulta con taxónomos expertos en el grupo de estudio. Esta base de datos servirá, entre otras cosas, para estimar la vulnerabilidad frente al cambio climático de las especies del clado estudiado en este proyecto (ver siguiente apartado).

2.2.5 Vulnerabilidad al cambio climático del linaje estudiado

A partir de los datos de distribución de las especies del linaje estudiado se obtendrán las temperaturas actuales y en escenarios futuros de cambio climático de la base de datos climática *WorldClim* (<https://worldclim.org/>), para todas las localidades de cada especie. Se calcularán márgenes térmicos de seguridad (diferencia entre la temperatura máxima tolerada y la temperatura máxima del hábitat en el presente y en el futuro) a partir de los valores del límite térmico superior estimados experimentalmente ($n = 22$ especies) o inferidos a partir del modelo que relaciona la tolerancia térmica con la morfometría (resto de especies del linaje). Con esta información, junto a las tasas de cambio evolutivo estimadas a partir de la reconstrucción ancestral, se evaluará la vulnerabilidad al cambio climático de las especies teniendo en cuenta su capacidad de ajuste evolutivo para adaptarse al aumento de temperatura (potencial de rescate evolutivo). Este objetivo será abordado próximamente, cuando se complete la base de datos de distribución y se obtengan estimas del límite térmico superior de todas las especies del clado.

2.3. Resultados obtenidos (cumplimiento de objetivos)

2.3.1 Límites térmicos

El límite térmico superior de las 9 especies estudiadas varió entre 15 °C en la especie con menor tolerancia térmica (*E. eloseguii*) hasta 22 °C en la más tolerante (*P. delarouzei*) (Tabla 2).

TABLA 2. Valores de LT_{50} (media \pm std. error) de las especies estudiadas.

Especie	LT_{50} (°C)
<i>Euryspeonomus eloseguii</i>	14.87 \pm 1.54
<i>Stygiophies ribagorzanus</i>	18.93 \pm 1.51
<i>Speonomites auroxi</i>	21.56 \pm 0.96
<i>Troglocharinus hustachei</i>	19.58 \pm 0.75
<i>Troglocharinus impellitieri</i>	19.10 \pm 1.05
<i>Parvospeonomus delarouzei</i>	22.27 \pm 0.52
<i>Troglocharinus mengeli</i>	21.92 \pm 0.64
<i>Lagariella colominasi</i>	21.17 \pm 0.48
<i>Troglocharinus mercedesi</i>	21.11 \pm 0.48

2.3.2 Evolución de la tolerancia térmica

El valor estimado de la K de Blomberg fue de 0.63 y significativamente diferente de 0 ($p=0.02$), lo que indica que el límite térmico superior muestra señal filogenética en el linaje estudiado. Consistentemente, la evolución del límite térmico superior se ajusta mejor a un modelo *Brownian motion* (AIC = 105.6) que a los modelos *Early Burst* (AIC = 107.6) u *Ornstein-Uhlenbeck* (AIC = 106.8). Este modelo de evolución de rasgos continuos asume que la variación del rasgo se acumula entre linajes en proporción directa al tiempo que los separa. Es decir, en este caso, la diferencia en los valores de tolerancia térmica (LT_{50}) entre dos terminales del árbol filogenético (especies) será proporcional a la historia evolutiva compartida entre los mismos.

La reconstrucción ancestral de la tolerancia térmica (Figura 2) mostró que desde una tolerancia térmica intermedia inferida para el ancestro común más reciente del linaje estudiado ($LT_{50}=20.7$ °C), el límite térmico superior ha aumentado o disminuido en varios subclados múltiples veces de manera independiente.

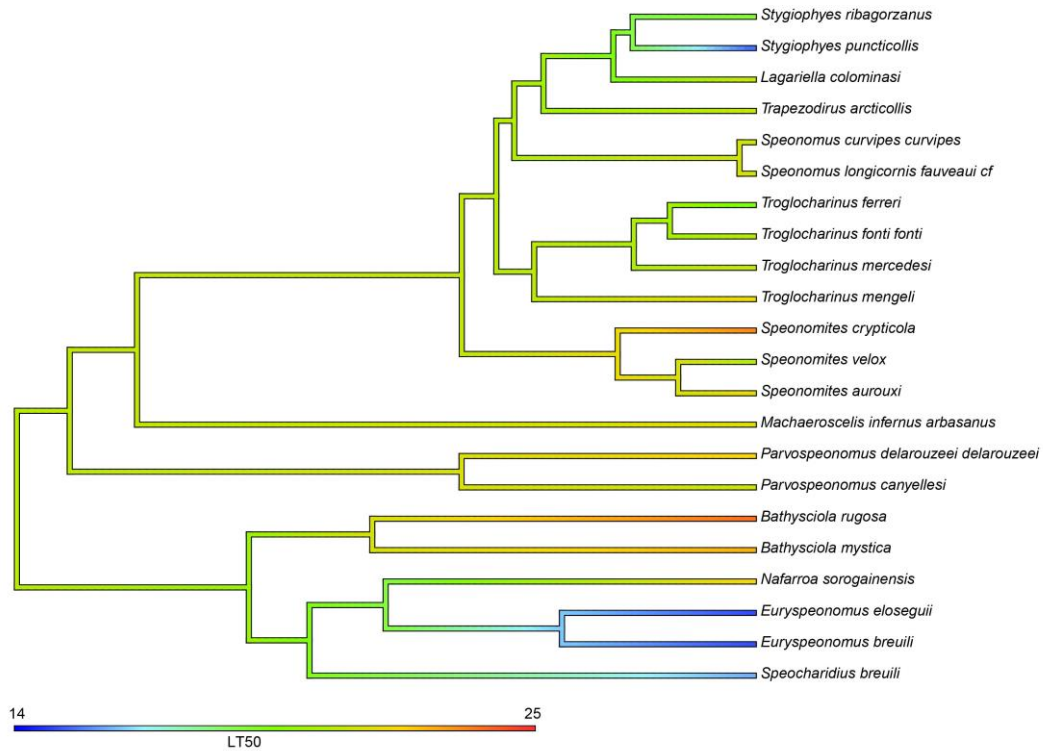


FIGURA 2. Reconstrucción ancestral de la tolerancia térmica (LT₅₀).

El parámetro σ^2 (*Brownian rate parameter*) estimado para el clado es de 0.44 °C/Ma, reflejando una tasa de cambio evolutivo del límite térmico menor a la estimada en un estudio reciente en ectotermos de ecosistemas superficiales ($\sigma^2 = 0.78 \pm 0.23$ °C/Ma, n=547 especies)¹². La tasa media de aumento de la tolerancia térmica entre todas las ramas del árbol filogenético fue de 0.26 °C/Ma (variando entre 0.03-0.71°C/Ma) y la tasa media de disminución de la tolerancia térmica fue de 0.13 °C/Ma (variando entre 0.03-0.32 °C/Ma). Las tasas de cambio evolutivo absolutas de las especies del clado a lo largo de su trayectoria evolutiva variaron entre 0.04 °C/Ma en *Machaeroscelis infernus* y 0.27°C/Ma en *Stygiophyes puncticollis* (Tabla 3). Estas tasas son en general muy inferiores a las estimadas por Sánchez-Fernández et al. (2016)³ para este linaje a partir de las temperaturas de las localidades de cada especie (en el citado estudio la tasa media entre todas las ramas del árbol filogenético fue de 0.76 °C/Ma).

TABLA 3. Tasa de cambio evolutivo absolutas de la LT₅₀ de las especies estudiadas.

Especie	Tasa evolutiva (°C/Ma)
<i>Stygiophyes ribagorzanus</i>	0.194
<i>Stygiophyes puncticollis</i>	0.268
<i>Lagariella colominasi</i>	0.171
<i>Trapezodirus arcticollis</i>	0.110
<i>Speonomus curvipes curvipes</i>	0.106
<i>Speonomus longicornis fauveaui</i>	0.116
<i>Troglocharinus ferrerii</i>	0.102
<i>Troglocharinus fonti fonti</i>	0.081
<i>Troglocharinus mercedesi</i>	0.066
<i>Troglocharinus mengeli</i>	0.068
<i>Speonomites crypticola</i>	0.107
<i>Speonomites velox</i>	0.092
<i>Speonomites auroxii</i>	0.044
<i>Machaeroscelis infernus arbasanus</i>	0.039
<i>Parvospeonomus delarouzei delarouzei</i>	0.043
<i>Parvospeonomus canyellesi</i>	0.043
<i>Bathysciola rugosa</i>	0.161
<i>Bathysciola mystica</i>	0.137
<i>Nafarroa sorogainensis</i>	0.184
<i>Euryspeonomus eloseguui</i>	0.210
<i>Euryspeonomus breuili</i>	0.210
<i>Speocharidius breuili</i>	0.188

2.3.3 Distribución geográfica del grupo de estudio en la Península Ibérica

La base de datos de distribución de las especies de Leiódidos de la Península Ibérica completada durante el transcurso de este proyecto contiene actualmente 2739 registros de presencia de 305 especies en 2346 localidades, de las cuales 1003 han sido georreferenciadas con precisión (Figura 3).

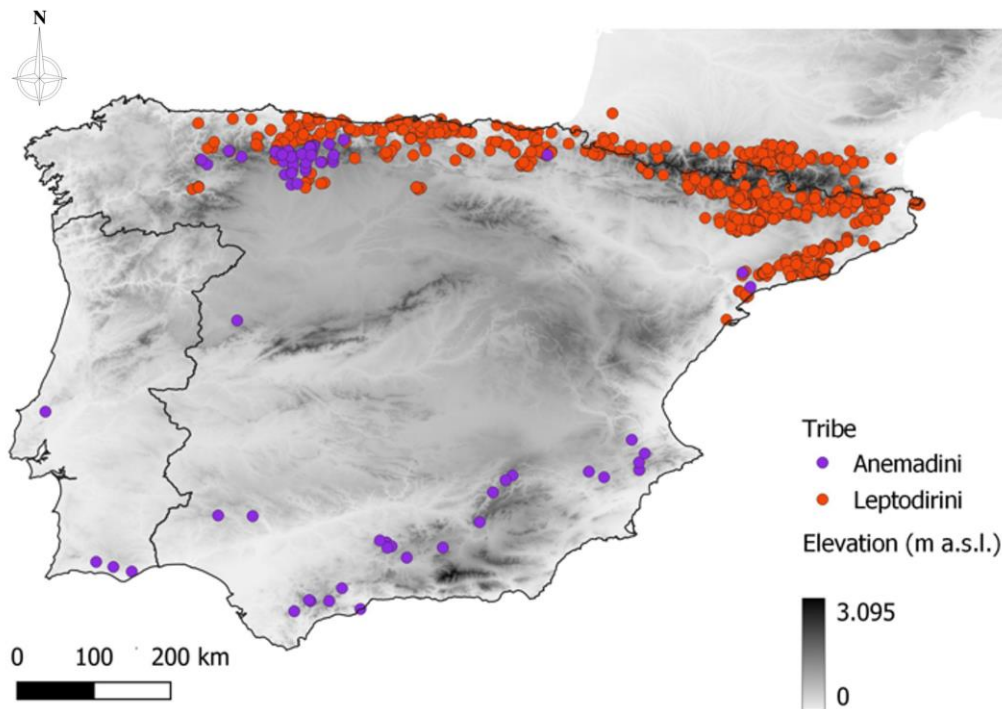


FIGURA 3. Registros de especies de la familia Leiodidae en la Península Ibérica y Sur de Francia recopilados hasta la actualidad.

2.3.5 Grado de consecución de objetivos

La tarea principal del proyecto, fundamental para abordar los objetivos planteados, era estimar experimentalmente el límite térmico superior de 10 especies del linaje estudiado que representen distintos grados de especialización al medio subterráneo. Esta tarea ha sido completada satisfactoriamente con 9 especies, por lo que se puede considerar que el objetivo ha sido cumplido. Varias contingencias obligaron a retrasar la recolección de ejemplares con respecto a la planificación prevista inicialmente y a replanificar las fechas, localidades y especies a recolectar en los muestreos: retraso en la aprobación de los permisos de captura solicitados a las distintas administraciones regionales y/o autoridades correspondientes, condiciones meteorológicas adversas para realizar las campañas de muestreo, o dificultades para encontrar suficientes ejemplares de algunas especies para realizar los experimentos en las cuevas visitadas. Sin embargo, la replanificación permitió obtener los datos necesarios para seguir avanzando con el proyecto.

Los datos obtenidos hasta el momento han permitido realizar análisis preliminares con un subconjunto de especies del linaje estudiado, que han arrojado importantes conclusiones sobre el potencial evolutivo de la tolerancia térmica en estas especies. El desarrollo de un modelo que permita estimar la tolerancia térmica de otras especies a partir de medidas morfométricas, sin necesidad de realizar experimentos de laboratorio para ello (con el coste en tiempo y recursos que conllevan estos experimentos, y las dificultades para conseguir suficientes ejemplares cuando se trata de especies raras)

permitirá realizar una reconstrucción ancestral más robusta y abordar el objetivo final de evaluar la vulnerabilidad al cambio climático de todas las especies.

2.4. Conclusiones y valoración de la ejecución

2.4.1 Conclusiones

En consistencia con los (escasos) estudios previos que han evaluado la tolerancia térmica de las especies subterráneas^{7,8,13,14}, nuestros resultados muestran que estas especies tienen una tolerancia al calor muy reducida en comparación con la mayoría de sus parientes de ecosistemas superficiales. Sin embargo, a pesar de vivir en ambientes con rangos térmicos muy estables, las especies estudiadas son capaces de sobrevivir a temperaturas entre 5-10 °C por encima de la temperatura actual de su hábitat. Estos resultados enfatizan la necesidad de tener en cuenta la tolerancia térmica fisiológica para tener idea de la capacidad de respuesta de las especies subterráneas frente a un aumento de temperatura, ya que inferir esta capacidad a partir del rango de temperaturas en el que viven las especies (nicho térmico realizado) puede sobrestimar su vulnerabilidad frente al cambio climático¹⁵.

Sin embargo, algunas especies o poblaciones del clado estudiado viven en áreas con temperaturas próximas a sus límites fisiológicos, como las que habitan algunas cuevas de las áreas montañosas cercanas a la costa catalana, con temperaturas de 16-17 °C (ej.: *Troglocharinus ferreri*). En un escenario de calentamiento global, la persistencia de estas especies dependerá en gran medida de su capacidad de aumentar su tolerancia al calor mediante plasticidad fisiológica y/o ajuste evolutivo. La hipótesis de la que parte este proyecto es que la extrema estabilidad climática de los ecosistemas subterráneos ha limitado el potencial de evolución de los mecanismos de tolerancia térmica. Un estudio previo³ sugirió que las tasas de cambio evolutivo del nicho térmico en el linaje estudiado en este proyecto eran muy lentas e inferiores al ritmo de aumento de la temperatura como consecuencia del calentamiento global (entre 3-4 °C en los siguientes 100 años, dependiendo del área¹⁶). Sin embargo, esas tasas evolutivas fueron estimadas utilizando la temperatura del hábitat como medida del nicho térmico de las especies (nicho térmico realizado). Como se ha mencionado anteriormente, la temperatura del hábitat no refleja el rango térmico en el que las especies son fisiológicamente capaces de sobrevivir (nicho térmico fundamental). Por primera vez, en este proyecto se han obtenido tasas evolutivas de los límites térmicos fisiológicos, que según el modelo evolutivo aplicado son aún más lentas que las estimadas a partir del nicho térmico realizado y muy inferiores a las estimadas para otros ectotermos de ecosistemas superficiales¹². Estos resultados confirman la hipótesis de la limitación del potencial evolutivo de la tolerancia térmica en linajes subterráneos. La tasa evolutiva media de aumento de la tolerancia térmica obtenida en nuestros análisis (0.26 °C/Ma) es aproximadamente 5 órdenes de magnitud inferior al ritmo de aumento de la temperatura media de la superficie previsto en los próximos 100 años. Por lo tanto, si se alcanzan temperaturas próximas al límite letal de las especies estudiadas, su potencial de ajuste evolutivo será insuficiente para hacer frente al cambio climático.

Estos resultados preliminares tienen importantes implicaciones de cara a la conservación de la biodiversidad subterránea en un escenario de cambio climático. Sin embargo, las conclusiones presentadas deben interpretarse con cautela ya que los análisis realizados son preliminares y están sujetos a una serie de limitaciones e incertidumbres. La principal limitación es la falta de datos del límite térmico superior de la mayoría de las especies del linaje estudiado. Dado que obtener medidas experimentales de tolerancia térmica de todas las especies no es un objetivo realista ni abordable a corto plazo, el desarrollo de un método que permita inferir con relativa fiabilidad dicha tolerancia (como el modelo que relaciona la morfometría con los límites térmicos) supondrá un gran avance. Por otro lado, la reconstrucción ancestral de rasgos lleva asociada una serie de incertidumbres, como la asunción de un modelo de evolución determinado y la incertidumbre topológica de la filogenia utilizada de base.

2.4.2 Valoración

A pesar de las contingencias anteriormente mencionadas (sección 2.3.5), este proyecto ha permitido la obtención de unos datos muy valiosos con los que se pueden abordar diversas cuestiones evolutivas relacionadas con el proceso de especialización en el medio subterráneo y sobre la capacidad de la fauna subterránea de hacer frente al cambio climático. Estos temas han sido destacados como cuestiones fundamentales en investigación en el campo de la biología subterránea, dentro del paradigma de los medios subterráneos como 'laboratorio natural'^{1,2}.

Dadas las dificultades logísticas que presenta la aplicación de aproximaciones experimentales con fauna subterránea (por la dificultad de acceso a los ecosistemas subterráneos, de capturar suficientes ejemplares para realizar experimentos y de mantener organismos tan sensibles en el laboratorio), obtener financiación para abordar estas cuestiones es fundamental. Los muestreos y experimentos desarrollados en este proyecto nos han permitido valorar qué especies del clado estudiado pueden ser mejores modelos de estudio para futuros experimentos (por su relativa facilidad de captura y mayor abundancia) y nos han inspirado nuevas ideas y cuestiones para abordar en nuevos proyectos. Por lo tanto, la valoración global de la ejecución del proyecto es muy positiva.

Debe destacarse que el éxito del proyecto ha sido posible gracias a un equipo de colaboradores (investigadores y espeleólogos), que han participado en diferentes tareas, como el asesoramiento para seleccionar las especies localidades de muestreo, los muestreos y experimentos de laboratorio y el análisis de los datos: David Sánchez Fernández, Jorge Plaza, Clara Sáez, Eva M^a Marín, Raquel Colado, Javier Fresneda, Adrià Miralles, Enrique Beruete y Adrián Villastrigo. También se agradece a las autoridades locales que concedieron los permisos de captura de los ejemplares estudiados (Departamento de Medio Ambiente y Turismo del Gobierno de Aragón, Direcció General de Polítiques Ambientals i Medi Natural de la Generalitat de Catalunya y Departamento de Desarrollo Rural y Medio Ambiente del Gobierno de Navarra).

A nivel personal, esta convocatoria me ha brindado la oportunidad de liderar mi primer proyecto como investigadora principal, coordinando todas las tareas y fases de ejecución

del proyecto y al grupo de investigadores que han colaborado en el mismo. Muchos investigadores postdoctorales en mi etapa de la carrera investigadora en España tenemos limitaciones para optar a otras convocatorias de proyectos que exigen como requisito una vinculación contractual de larga duración a un centro de investigación. Por lo tanto, convocatorias de proyectos como los de la AEET son de gran ayuda para investigadores en esta situación, intentando ganar independencia.

2.5. Publicaciones resultantes

Dado que no se han podido obtener valores inferidos de tolerancia térmica de todas las especies del clado a partir de la reconstrucción ancestral, el objetivo final del proyecto de evaluar la vulnerabilidad al cambio climático de todo el linaje no ha podido ser completado por el momento. Por lo tanto, aun no se han publicado los resultados obtenidos. Una vez se obtenga una estima de la tolerancia térmica de todas las especies se espera publicar al menos dos artículos en revistas internacionales de alto impacto:

- i) Un artículo con un enfoque más evolutivo donde se explore la evolución de la tolerancia térmica y la morfología en el clado estudiado en relación con el proceso de especialización al medio subterráneo. Posibles revistas: PNAS, Molecular Ecology, Ecology, PTRSB.
- ii) Un artículo con enfoque más aplicado a la conservación de la biodiversidad, donde se evaluará la vulnerabilidad al cambio climático del linaje estudiado. Posibles revistas: Conservation Biology, Global Change Biology.

También se prevé publicar los resultados en otros formatos más divulgativos para público no especializado (ej., blogs o revistas de divulgación científica). Parte de los resultados de este proyecto van a ser presentados en una charla plenaria en el próximo congreso internacional de biología subterránea (*26th International Conference on Subterranean Biology*, Cagliari, Cerdeña, 9-14 de septiembre de 2024) y en *el V Encuentro Ibérico de Biología Subterránea* (Nerja, 15-17 de noviembre de 2024), donde se mencionará a la AEET como entidad financiadora.

Durante la ejecución del proyecto, la investigadora principal y algunos colaboradores han publicado varios artículos relacionados con el tema abordado en el proyecto:

- Mammola, S., Altermatt, F., Alther, R., Amorim, I. R., Băncilă, R. I., Borges, P. A. *et al.* (Pallarés, S. 26/35) (2024). Perspectives and pitfalls in preserving subterranean biodiversity through protected areas. [npj Biodiversity, 3: 2.](#)
- Vaccarelli, I., Colado, R., Pallares, S., Galassi, D. M., Sanchez-Fernandez, D., Di Cicco, M *et al.* (2023). A global meta-analysis reveals multilevel and context-dependent effects of climate change on subterranean ecosystems. [One Earth, 6: 1510-1522.](#)
- Colado, R., Sánchez-Fernández, D., & Pallarés, S. (2023). Efectos del cambio climático en la biodiversidad subterránea ibérica: estado del conocimiento y perspectivas. [Ecosistemas, 2488-2488.](#)

- Colado, R., Sánchez-Fernández, D., Plaza, J., Velasco, J. & Pallarés, S. (2024). La importancia de conservar los ecosistemas subterráneos, un tesoro natural oculto bajo nuestros pies. [The Conversation](#).

3. Referencias

1. Sánchez-Fernández D *et al.* (2018) The deep subterranean environment as a potential model system in ecological, biogeographical and evolutionary research. [Subterranean Biology 25: 1-7](#)
2. Mammola S (2019) Finding answers in the dark: caves as models in ecology fifty years after Poulson and White. [Ecography 42: 1331-1351](#)
3. Sánchez-Fernández D *et al.* (2016) Thermal niche estimators and the capability of poor dispersal species to cope with climate change. [Scientific Reports 6: 1-8](#)
4. Assmann T *et al.* (2010) Review: The Dark Side of Relict Species Biology: Cave Animals as Ancient Lineages. In: Habel JC, Assmann T. (eds) [Relict Species](#). Springer, Berlin, Heidelberg.
5. Carlson SM *et al.* (2014) Evolutionary rescue in a changing world. [Trends in Ecology & Evolution 29: 521-530](#)
6. Cieslak A *et al.* (2014) Life-history specialization was not an evolutionary dead-end in Pyrenean cave beetles. [Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281: 20132978](#)
7. Colado R *et al.* (2022) Climatic stability, not average habitat temperature, determines thermal tolerance of subterranean beetles. [Ecology 103: e3629](#)
8. Rizzo V *et al.* (2015) Lack of evolutionary adjustment to ambient temperature in highly specialized cave beetles. [BMC Evolutionary Biology 15: 1-9](#)
9. Royer-Carenzi M & Didier G (2016) A comparison of ancestral state reconstruction methods for quantitative characters. [Journal of Theoretical Biology 404: 126-142](#)
10. Blomberg SP *et al.* (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. [Evolution: 717-745](#)
11. Kaliontzopoulou A & Adams DC. (2016) Phylogenies, the comparative method, and the conflation of tempo and mode. [Systematic Biology 65: 1-15](#)
12. Bennet JM *et al.* (2021) The evolution of critical thermal limits of life on Earth. [Nature Communications 12: 1198](#)
13. Mammola S *et al.* (2019) Extending Janzen's hypothesis to temperate regions: a test using subterranean ecosystems. [Functional Ecology 33: 1638-1650](#)
14. Pallarés S *et al.* (2019) Heat tolerance and acclimation capacity in subterranean arthropods living under common and stable thermal conditions. [Ecology and Evolution 9: 13731-13739](#)
15. Colado R *et al.* (2022) Thermal tolerance and vulnerability to climate change in subterranean species: a case study using an Iberian endemic pseudoscorpion. [Insect Conservation and Diversity 15: 181-190](#)
16. IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report, Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland

4. **Informe de gastos del proyecto.** Relación de partidas de gastos y sus importes. Se deberán aportar justificantes originales de los pagos realizados (tickets, recibos o facturas).

En la siguiente tabla se detallan los gastos realizados, y se anexan a esta memoria los tickets, recibos y facturas correspondientes.

Concepto	Detalles		€
Muestreos	Campaña marzo 2023	Alojamiento y manutención	277.6
		Desplazamiento	234.25
	Campaña julio 2023	Alojamiento y manutención	404.55
		Desplazamiento	238.97
Campaña octubre 2023	Alojamiento y manutención	272.72	
	Desplazamiento	225.39	
Campaña abril 2024	Alojamiento y manutención	641.22	
	Desplazamiento	281.22	
Material	Material espeleológico		276.95
	Material muestreo y laboratorio		161.18
TOTAL			3014.05

Fdo: Susana Pallarés Párraga

En Murcia, a 9 de julio de 2024