

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Potencial efecto del cambio climático en la biodiversidad de invertebrados del suelo
en Yasuní**

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

NATALIA JANETH BERRAZUETA GALLARDO

Quito, 2022

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Srta. Natalia Janeth Berrazueta Gallardo ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Rafael Cárdenas, PhD
Director de la Disertación
Quito, 2 de diciembre de 2022

DEDICATORIA

Mi trabajo de disertación se lo dedico a mis padres, por haber confiado en mí con el fin de que cumpla mis sueños y poder celebrarlos juntos. A mi hermano Hugo, por siempre inspirarme e incursionarme en el mundo de la Biología; y a mi tía Rosi por apoyarme en todo momento.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi profundo agradecimiento a las personas que fueron parte de este proyecto, especialmente a Kirstynn Joseph y Camila Rodríguez, por su colaboración y apoyo absoluto para poder culminar con el trabajo. Además, doy las gracias a los voluntarios que supieron ayudarme en la limpieza de muestras y que demostraron sus ganas de aprender y contribuir.

Agradezco también a Rafael Cárdenas, quien supo guiarme con mucha paciencia para cumplir con mis objetivos y ampliar mi conocimiento en el área de la ecología. A Taryn Ghia, por su apoyo moral e incondicional, y a mi familia por estar siempre presente en los pasos que doy.

TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS.....	X
LISTA DE ANEXOS.....	XII
1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3-8
3.1 OBJETIVOS.....	9
3.1.1 OBJETIVO GENERAL.....	9
3.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
4.1 FASE DE CAMPO.....	10
4.1.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	10
4.1.2 MÉTODO DE CALENTAMIENTO Y SEQUÍA.....	10-11
4.1.3 RECOLECTA DE INVERTEBRADOS.....	11-12
4.2 FASE DE PROCESAMIENTO.....	12
4.2.1 PROCESAMIENTO DE MUESTRAS.....	12-13
4.2.2 ASIGNACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES EN BASE A HÁBITOS ALIMENTICIOS.....	13
4.2.3 ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS.....	13-14
4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	14
4.3.1 DISTRIBUCIÓN DE LA ABUNDANCIA EN DIAGRAMAS DE RANGO.....	14
4.3.2 ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO.....	15
4.3.3 DISTRIBUCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES.....	15-16
5. RESULTADOS.....	17
5.1 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DEL SUELO.....	17
5.2 COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS EDÁFICOS EN RESPUESTA AL CALENTAMIENTO Y SEQUÍA.....	17-18
5.3 CARACTERIZACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES DE INVERTEBRADOS EDÁFICOS.....	18-19

6. DISCUSIÓN.....	20-24
7. CONCLUSIONES.....	25
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26-34
9. FIGURAS.....	35-43
10. TABLAS.....	44
11. ANEXOS.....	45-54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diseño experimental.....	35
Figura 2. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica de Yasuní a nivel de orden...	36
Figura 3. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica de Yasuní a nivel de morfoespecies.....	37
Figura 4. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica en función de los tratamientos.....	38
Figura 5. Gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de comunidades edáficas del Yasuní.....	39
Figura 6. Análisis de conglomerados con la agrupación funcional de las comunidades edáficas.....	40
Figura 7. Distribución de la abundancia por grupo funcional.....	41
Figura 8. Acumulación de biovolumen por grupo funcional.....	42
Figura 9. Diagramas de caja y bigotes del biovolumen de grupos funcionales por tratamiento.....	43

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de R para cada tratamiento obtenidos en el análisis multivariado de similitud (ANOSIM).....	44
--	----

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Clasificación general de la fauna edáfica por su tamaño corporal.....	45
Anexo 2. Asignación de grupos funcionales respecto a sus hábitos alimenticios.....	46
Anexo 3. Datos de abundancia global a nivel de orden.....	47
Anexo 4. Datos de abundancia global a nivel de morfoespecie.....	48-52
Anexo 5. Especificaciones del análisis de conglomerados.....	53-54

1. RESUMEN

El cambio climático es una problemática global provocada por acciones antrópicas, por lo que se predicen condiciones futuras más secas y cálidas en gran parte de la región amazónica, con fuertes eventos de sequía y altas temperaturas. A partir de estas predicciones, se esperan repercusiones negativas en la funcionalidad del ecosistema mediada por la fauna edáfica, que cumple un rol importante en el mantenimiento de funciones ecosistémicas (ej. descomposición de materia orgánica). En base a estas proyecciones, el enfoque de este estudio se centra en el impacto del calentamiento y sequía en la estructura de comunidades de invertebrados edáficos en un bosque tropical amazónico mediante su respuesta en términos de abundancia, diversidad, biovolumen y grupos funcionales ante la exposición a sequía y/o al aumento de temperatura. El diseño experimental se adecuó en el Parque Nacional Yasuní, en un área de 15×20 m con cuadrantes de 40×45 cm expuestos a los tratamientos que consistieron en un aumento de 3°C en la temperatura del suelo superficial y la inducción a sequía, instalando techos que previnieron el contacto de la precipitación con el suelo. Las morfoespecies identificadas fueron agrupadas acorde a su grupo funcional y tamaño corporal en un análisis de conglomerados. En cuanto a la estructura de la comunidad del suelo, los grupos más abundantes globalmente fueron Hymenoptera: Formicidae y Acari. Asimismo, el grupo de ácaros omnívoros fue el más abundante, mientras que los transformadores de hojarasca ocuparon el mayor rango de biovolumen (mm^3). El efecto de los tratamientos se vio solapado según el gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), y el análisis multivariado de similitud (ANOSIM) mostró poca diferenciación entre algunos. Adicionalmente, la variación en términos de biovolumen respecto a los tratamientos no fue muy significativa. En base a estos resultados, las diferencias entre comunidades no fueron muy marcadas; sin embargo, esta tendencia podría cambiar al procesar el 100% de las muestras. Mediante esta investigación se demuestra que, estudiar la biodiversidad del suelo puede ayudarnos a comprender su respuesta ante cambios ambientales extremos, con el fin de mantener el equilibrio en sus funciones frente a condiciones adversas.

Palabras clave: Cambio climático, ecosistema, fauna edáfica, sequía, suelo.

2. ABSTRACT

Climate change is an anthropogenically- induced global problem that, for a wide part of the Amazon region, predicts drier and warmer future conditions, with strong drought events and high temperatures. With these climate predictions, negative repercussions are expected on the functionality of the ecosystem mediated by the edaphic fauna, which plays an important role in the maintenance of ecosystem functions (e.g. decomposition of organic matter). Based on these projections, the focus of this study is on the impact of warming and drought on the structure of soil invertebrate communities in an Amazonian tropical forest through their response in terms of abundance, diversity, biovolume, and functional groups to drought and/or increased temperatures. The experimental design was carried out in the Yasuní National Park, in an area of 15×20 m with quadrats of 40×45 cm where treatments consisted of a 3°C increase in the surface soil temperature and the induction of drought by installing small roofs to prevent precipitation from reaching the soil. The identified morphospecies were grouped according to their functional group and body size using a cluster analysis. Regarding the structure of the soil community, the most abundant groups globally were Hymenoptera: Formicidae and Acari. Likewise, the group of omnivore mites was the most abundant, while litter transformers occupied the highest range of biovolume (mm^3). Treatment effects were found to be overlapping according to the non-metric multidimensional scaling graph (NMDS) and a multivariate analysis of similarities (ANOSIM) showed little differentiation and only between a few treatments. Additionally, the variation in terms of biovolume with respect to the treatments was insignificant. Based on these results, the differences between communities were not very evident; however, this trend could change after processing 100% of the samples. This research shows that studying soil biodiversity can help us understand its response to extreme environmental changes in order to maintain ecosystem functionality in the face of adverse conditions.

Keywords: Climate change, ecosystem, edaphic fauna, drought, soil.

3. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales, que tienen la mayor área remanente en ecosistemas amazónicos, son reservorios de carbono y biodiversidad de importancia significativa por albergar más de la mitad de la biota terrestre, pues la mayoría de las especies repartidas en varios grupos taxonómicos se encuentran en los trópicos (Beauty et al., 2020; Molina et al., 2019; Pillay et al., 2022; Zuquim et al., 2020). Además, estos bosques contienen ~25 % del carbono en la biosfera, representan ~33 % de la producción primaria neta (PPN) terrestre y pueden secuestrar grandes cantidades de carbono anualmente (Bonan, 2008; Malmer et al., 2010). Las selvas tropicales son una fuente importante de servicios ecosistémicos, lo que se vincula con la predominancia de especies de invertebrados, dado que su abundancia y diversidad contribuyen al funcionamiento y resiliencia de estos ecosistemas de importancia mundial (Ewers et al., 2015; Swift et al., 1979; Zuquim et al., 2020). En particular, el Parque Nacional Yasuní es uno de los espacios naturales de más alta biodiversidad a nivel mundial al concentrar una proporción considerable de especies existentes en bosques tropicales de la Amazonía occidental (Bass et al., 2010; Molina et al., 2019). Se proyecta que una sola hectárea de bosque de este Parque contenga por lo menos 100 000 especies de insectos, aproximadamente la misma cantidad de especies presentes en toda América del Norte (Bass et al., 2010; Evans, 2007). Esta estimación de insectos por hectárea en Yasuní es una representación de la mayor biodiversidad estimada por unidad de área para cualquier grupo taxonómico en el mundo (Bass et al., 2010).

Los suelos, son el resultado de las interacciones de varios factores como el clima, organismos y topografía (relieve), todos actuando a lo largo del tiempo (Coleman et al., 2018). Estos factores, así como las características físicas y químicas de los suelos, desempeñan un papel integral en los procesos ecosistémicos como la producción primaria, descomposición y ciclo de nutrientes, que tienen una gran influencia en el funcionamiento de los ecosistemas (Chapin et al., 2002; Moreira et al., 2008). Por lo tanto, características tales como la capacidad de intercambio de cationes, textura, estructura, estado de la materia orgánica, etc., son el resultado de los procesos antes mencionados que operan conjuntamente (Coleman et al., 2018). Así, este entorno edáfico proporciona nichos ecológicos relacionados con la disposición de microhábitats numerosos, propiedades microclimáticas y las fenologías de los organismos habitantes (Coleman et al., 2018; Wardle, 2002). Estudios de suelos en

Yasuní han demostrado que topográficamente, en lugares de mayor elevación, los suelos son principalmente arcillosos, ácidos, ricos en aluminio y hierro, pero carentes de rocas y guijarros (Pitman, 2000). La mayoría de los suelos de este Parque se clasifican como ultisoles, característicos de zonas cálidas y húmedas donde hay una lixiviación sustancial; mientras que los histosoles son predominantes en pantanos o llanuras de inundación (Chapin et al., 2002; Molina et al., 2019).

El suelo es uno de los hábitats más ricos en especies de los ecosistemas terrestres, incluye una gran variedad de animales de distintos taxones, lo que hace que la diversidad de comunidades del suelo englobe una gran parte de la fauna terrestre (Decaëns et al., 2006). La estructura de la biodiversidad edáfica está definida predominantemente por el tipo de suelo, el pH, el contenido de carbono y nutrientes y la humedad del suelo (Geisen et al., 2019). Los invertebrados edáficos juegan un papel importante en la dinámica de los ecosistemas, ya que están involucrados en el funcionamiento del suelo por su influencia en la transformación y secuestro de carbono, roles en la cadena alimenticia, regulación de la actividad microbiana o estructura de la comunidad y reciclaje de nutrientes (Conti et al., 2020; Pey et al., 2014). En consecuencia, los invertebrados del suelo contribuyen a la provisión de muchos servicios ecosistémicos, como el ciclo de nutrientes y el mantenimiento de la estructura del suelo (Geisen et al., 2019; Pey et al., 2014). Si bien el conocimiento de la biodiversidad edáfica se está ampliando, la diversidad taxonómica de la biota del suelo se ha descrito pobremente, y el funcionamiento ecológico con una alta resolución taxonómica, como a nivel de especie, sigue siendo desconocido para la mayoría de los organismos del suelo (Geisen et al., 2019). Por esta razón, existe una capacidad limitada para predecir las consecuencias de la pérdida de biodiversidad del suelo para el funcionamiento de los ecosistemas (Griffiths et al., 2021).

Los insectos alcanzan la máxima diversidad y biomasa en los trópicos, considerando que alrededor de 72% del total de especies son tropicales (Crespo-Pérez et al., 2020; Stork, 2018). A su vez, aunque los artrópodos comprenden más de dos tercios de las especies terrestres (con una aproximación de 2 millones de especies en el Neotrópico) (Stork, 2018), la información sobre sus roles en los suelos y tasas de extinción en los hábitats tropicales es muy limitada, lo que dificulta el entendimiento del verdadero impacto ante su pérdida (Lister y Garcia, 2018). Un estudio con simulaciones de escenarios de extinción en las redes tróficas del suelo de la Amazonía realizado por Cárdenas y colaboradores (2017), demostró que la

fauna edáfica en el bosque del Yasuní es heterogénea en términos de composición de especies para todos los grupos funcionales analizados en dicha investigación, pero homogénea con respecto a la funcionalidad en todas las escalas espaciales. Por ello, dado que la biodiversidad del suelo desempeña un papel fundamental en funciones y servicios ecosistémicos clave, una disminución en la biodiversidad del suelo se asocia con una disminución simultánea de varias de sus funciones (Geisen et al., 2019).

Un estudio global mostró que la riqueza taxonómica de invertebrados es un factor funcional clave en climas húmedos (Wall et al., 2008). Por ejemplo, las actividades de la macrofauna edáfica (como las lombrices de tierra y termitas), afectan la estructura del suelo al mezclar los horizontes del mismo y la materia orgánica, aumentando la porosidad, con un rol de fraccionamiento y degradación (Beauty et al., 2020). Asimismo, los artrópodos intervienen en amplios niveles de organización de la red alimentaria del suelo: los transformadores de hojarasca trituran y humedecen los restos de plantas ingeridos, que se depositan en las heces para que los microorganismos los descompongan más y, además fomentan el crecimiento y la dispersión de poblaciones microbianas (Culliney, 2013; Moreira et al., 2008). Los ingenieros del ecosistema, en particular la red subterránea de túneles y galerías que comprenden nidos de termitas y hormigas mejora la porosidad del suelo para proporcionar aireación adecuada y capacidad de retención de agua, facilita la penetración de raíces y evita la erosión de la capa superior del suelo (Culliney, 2013; Lavelle, 2002). Además, desde la microfauna (protozoos y nemátodos) hasta los macroinvertebrados (lombrices de tierra, milpiés e isópodos) (Anexo 1) contribuyen a la descomposición de materia orgánica compleja al romper los componentes más grandes en pequeños trozos, actuando como facilitadores para la descomposición microbiana (Beauty et al., 2020; Chen et al., 2007; Snyder y Hendrix, 2008).

La caracterización funcional directa de las comunidades, como las distribuciones de rasgos funcionales, probablemente sean predictores más convincentes sobre los efectos de la biodiversidad en los servicios ecosistémicos asociados a la funcionalidad del suelo (Gessner et al., 2010). Así, la diversidad funcional podría ser más adecuada que las medidas taxonómicas para detectar y comprender la base mecanicista de los efectos de la biodiversidad en los procesos del suelo (Gessner et al. 2010; McKie et al. 2008). A pesar de que la importancia funcional de la biodiversidad del suelo aún carece de suficientes estudios para ser claramente comprendida, la evidencia sugiere que la destrucción del suelo y su biota

tendría efectos en cascada sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Decaëns et al., 2006). Por lo tanto, su conservación es vital para salvaguardar el equilibrio contra cambios ambientales que puedan perjudicar las funciones y servicios del ecosistema en el futuro (Coleman et al., 2018; Decaëns et al., 2006).

Actividades antropogénicas como el cambio del uso de la tierra para la agricultura y ganadería, producto de la sobrepoblación, así como la deforestación y explotación de recursos naturales han implicado cambios en la disponibilidad de agua y alteraciones climáticas (Geisen et al., 2019; Huntington, 2006; Sünnemann et al., 2021). Estos factores pueden, directa o indirectamente, alterar la actividad fisiológica de la biota del suelo, aumentando así sus contribuciones al calentamiento, brotes de plagas y alterando otros servicios ecosistémicos provistos por el suelo (Geisen et al., 2019; Sünnemann et al., 2021). Los efectos del cambio climático en los ecosistemas forestales incluyen el calentamiento y la disminución de la calidad de la hojarasca, inducidas por una mayor concentración de CO₂ atmosférico (Ott et al., 2012). De esta manera, el clima futuro más seco y cálido pronosticado para la Amazonía podría provocar una contracción en el rango de muchas especies (Betts et al., 2008; Zuquim et al., 2020). Así, los escenarios de cambio climático inducidos por influencias antropogénicas predicen condiciones futuras más secas y cálidas de manera general, con fuertes eventos de sequía y altas temperaturas para gran parte de la región amazónica y como evidencia, en la actualidad los incendios relacionados con la sequía se han vuelto más frecuentes (Boisier et al., 2015; Zuquim et al., 2020). Las proyecciones para las áreas tropicales han pronosticado un aumento general de anomalías climáticas, como los eventos de El Niño y La Niña, un incremento de las temperaturas de entre 3-8°C a finales del siglo XXI y periodos de sequía prolongados (Betts et al. 2008; Zuquim et al., 2020).

El calentamiento afecta a todos los niveles de organización biológica, desde los individuos hasta las comunidades, porque acelera directamente las tasas metabólicas y los procesos bioquímicos de los organismos, según los conceptualiza la teoría metabólica (Brown et al., 2004). Eventualmente, esto implica que incluso un ligero aumento de la temperatura junto con un cambio en los patrones de precipitación puede inducir una reducción significativa en las funciones del suelo, como la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes (Sünnemann et al., 2021). Por ejemplo, a mayor temperatura, el metabolismo microbiano se acelera y mejora su respiración, lo que intensifica los efectos de invernadero, puesto que la dinámica del carbono del suelo depende en gran medida de la

influencia microbiana (Liang et al., 2017; Wan et al., 2007). A su vez, los patrones de actividad de microorganismos e invertebrados están estrechamente relacionados, con interacciones directas e indirectas: la fauna edáfica continuamente fragmenta y desplaza la hojarasca, condicionando así su disponibilidad como recurso microbiano (Crowther et al., 2015). Adicionalmente, al pastar, alteran la composición y la biomasa de la comunidad bacteriana y fúngica (Crowther et al., 2011). Además de las respuestas complejas de los organismos del suelo a los impulsores climáticos, la dirección y fuerza de los efectos del cambio climático pueden depender de diversos factores por la actividad versátil e interactiva entre comunidades, como las condiciones del sitio local, el tipo de suelo y la intensidad de los cambios ambientales (Sünnemann et al., 2021).

El tamaño corporal, la densidad y biomasa de los organismos edáficos (con una tendencia a su disminución) pueden ser influenciados por impulsores del cambio global, como el cambio climático y el uso de la tierra (Smith et al., 2009; Yin et al., 2020). Los organismos del suelo dependen de la humedad de este, por lo que los períodos de sequía reducen su actividad y abundancia, pues un aumento en la temperatura podría intensificar los efectos perjudiciales (Sünnemann et al., 2021). Al mismo tiempo, dado que la temperatura elevada también aumenta la evapotranspiración, esto puede reducir la humedad del suelo y así exacerbar la limitación de agua (Dermody et al., 2007). Esta baja de la humedad conduce a una reducción de las películas de agua del suelo, lo que aumenta su dureza y dificulta el movimiento, especialmente de la fauna edáfica de mayor tamaño (Sünnemann et al., 2021). La resistencia a la desecación generalmente aumenta a medida que disminuye el tamaño del organismo, por lo que los microbios son más resistentes al emplear estrategias como la regulación de su potencial hídrico interno, sometimiento a anhidrobiosis o producción de exopolisacáridos para soportar la deshidratación (Bosch et al., 2021; Sünnemann et al., 2021). De esta manera, los invertebrados son generalmente más susceptibles al estrés que las bacterias y los hongos que tienen ciclos de vida muy cortos y pueden responder rápidamente a los cambios ambientales (Manzoni et al., 2012; Sünnemann et al., 2021). Así, las condiciones futuras adversas podrían alterar los servicios del ecosistema provistos por el aporte funcional de la fauna edáfica, e imponerles amenazas importantes que finalmente afectarían el bienestar humano (Crespo-Pérez et al., 2020; Pires et al., 2018).

Los regímenes de precipitación impulsan cambios en la estructura (abundancia y diversidad) de las comunidades de microartrópodos edáficos en diferentes ecosistemas terrestres (Sylvain et al., 2014). En términos de abundancia, el estudio de Lister y García (2018) analizó los datos de la selva tropical de Luquillo en Puerto Rico tomados entre 1976 y 2012, tiempo durante el cual las temperaturas máximas en promedio aumentaron en 2 °C, lo que resultó en una disminución del peso seco de artrópodos de 4 a 8 veces en muestras de barrido y de 30 a 60 veces en trampas adhesivas, evidenciándose una reducción significativa de biomasa. Es así como el cambio climático tiende a disminuir la densidad de invertebrados en diferentes ecosistemas (Lister y Garcia, 2018); y como producto, la sequía generalmente reduce la abundancia y genera cambios en la morfología de los animales del suelo (Andriuzzi et al., 2020). Estas consecuencias a su vez desencadenan cambios en el funcionamiento y adaptaciones evolutivas de las comunidades edáficas (Yin et al., 2020).

En base a toda la evidencia de esta problemática antropogénica que es el cambio climático, es de gran importancia conocer las posibles repercusiones futuras en la fauna del suelo de los bosques amazónicos como el Yasuní. Para el efecto, un cuestionamiento es planteado: ¿Existen cambios en la estructura de la comunidad de invertebrados del suelo en términos de abundancia, riqueza, biovolumen y diversidad funcional, como una respuesta al calentamiento y sequía? Se plantea la hipótesis de que, en efecto, la estructura de la comunidad de invertebrados del suelo se ve afectada en estos niveles por tratamientos experimentales que simulan futuros escenarios de cambio climático, tales como episodios de calentamiento del suelo y sequía. Estudiar la biodiversidad del suelo a partir de este enfoque tiene una alta relevancia para comprender su respuesta ante cambios ambientales y su mecanismo de acción con el fin de mantener el ecosistema en equilibrio, lo que se vincula con los servicios ecosistémicos que este provee (Geisen et al., 2019). Además, los experimentos de campo que simulan impactos antropogénicos como el aumento de temperatura y la sequía (como el que se presenta en este estudio), son necesarios para respaldar los esfuerzos de modelamiento para comprender los cambios en las comunidades edáficas en bosques amazónicos (Griffiths et al., 2021).

3.1 OBJETIVOS

3.1.1 OBJETIVO GENERAL

Comprender el impacto del calentamiento y sequía en comunidades de invertebrados del suelo en un bosque tropical mediante su respuesta en términos de abundancia, diversidad, biovolumen y grupos funcionales ante la exposición a aumento de temperatura, sequía y ambos tratamientos al mismo tiempo.

3.1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar la biodiversidad y abundancia de invertebrados edáficos, y constatar los cambios en su estructura ante la exposición a los tratamientos (aumento de temperatura y/o sequía).
- Determinar los grupos funcionales de los invertebrados que conforman la comunidad del suelo y calcular su biovolumen como indicador del efecto de los tratamientos.
- Comprender el posible efecto de eventos climáticos extremos como el aumento de temperatura y sequía en el rol funcional de la fauna edáfica del Yasuní, en función de los cambios estructurales de la comunidad.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 FASE DE CAMPO

4.1.1 ÁREA DE ESTUDIO

La fase de campo se llevó a cabo en el Parque Nacional Yasuní ubicado en el este del Ecuador, mismo que se caracteriza por su clima estacional con una temperatura media máxima de 35°C y precipitación media anual de 3081 mm (Metz et al., 2010). Esta reserva es topográficamente heterogénea, con suelos en su mayoría ultisoles, característicos por un alto contenido de arcilla, baja saturación de base y baja fertilidad (Chapin et al., 2002; John et al., 2007). En general, los suelos en Yasuní se los ha descrito como caoliníticos y ricos en aluminio (Korning et al., 1994), con una textura predominante de limo y rico en bases intercambiables (Ca, K, Mg, Na) en comparación con otros sitios amazónicos (Tuomisto et al., 2003).

El Parque tiene una altitud media aproximada de 200 msnm, sin embargo, está atravesado por numerosas crestas que se elevan entre 25 y 40 m por encima de los arroyos del bosque intermedio (Valencia et al., 2004). La fase de campo se llevó a cabo en julio-agosto de 2018, siendo agosto el mes más seco del año (CLIMATE-DATA.ORG, 2015; Valencia et al., 2004). El lugar de estudio fue en una zona alta detrás de la estación (76°23'54" W; 0°40'28" S; alt. 228 msnm), considerando que la Estación Científica Yasuní de la PUCE está ubicada en la orilla derecha del Río Tiputini medio, a poca distancia de su confluencia con el Río Tivacuno (76°23'50" W; 0°40'27" S) (PUCE, 2021).

4.1.2 MÉTODO DE CALENTAMIENTO Y SEQUÍA

En el área de estudio, Four y colaboradores instalaron el diseño experimental en un área de 15 × 20 metros con cuadrantes de 40 × 45 cm para exponerlos a los tratamientos correspondientes, la simulación de sequía se llevó a cabo mediante la adición de un pequeño techo (1,2 × 1,2 m) sobre los cuadrantes para excluir el agua proveniente de la lluvia durante el experimento. La temperatura se registró cada 10 minutos en tres cuadrantes de cada tratamiento. La humedad fue analizada i) muestreando unos gramos de suelo cada cuatro días en cada cuadrante en el laboratorio, en donde el suelo de cada cuadrante fue pesado y

secado en una secadora para volver a pesar de nuevo y conocer el porcentaje de agua y ii) muestreando la hojarasca gruesa (que quedaba en el Winkler) al fin de estudio con el mismo procedimiento para determinar el porcentaje de agua (humedad) en la muestra usada.

De un total de 40 cuadrantes (unidad experimental), 10 fueron asignados como control (sin aplicación de ningún tratamiento). Los cuadrantes fueron perturbados con un cable enterrado a 5 cm de profundidad, colocado a 10 cm de distancia entre cada uno; dicho cable estaba conectado a un calefactor ubicado a 50 metros de distancia con un calentador controlado por un termostato que se encendía y apagaba automáticamente para mantener un diferencial de temperatura de +3 °C con respecto a la temperatura ambiente del suelo. Así, el diseño experimental incluyó 20 cuadrantes con calentamiento elegidos al azar (la mitad con aumento de temperatura y la otra mitad con aumento de temperatura + sequía) y 20 cuadrantes a temperatura ambiente (10 control a temperatura ambiente y 10 con temperatura ambiente + sequía) (Figura 1).

4.1.3 RECOLECTA DE INVERTEBRADOS

La misma fase experimental fue realizada para hacer estudios de descomposición (usando tiras de algodón) y composición de comunidades de hongos y bacterias del suelo. Respecto a los invertebrados, la recolección de muestras se hizo 25 días después de la adecuación de los tratamientos en cada cuadrante. Para el efecto, se empleó el método de muestreo de Winkler que consiste en tamizar muestras de hojarasca agitándolas vigorosamente en una bolsa sobre una malla gruesa (Gibb y Oseto, 2019). Los invertebrados se concentran en el tamizado más fino (Gibb y Oseto, 2019) y aquellos encontrados durante este procedimiento se conservaron en etanol al 70%. Las colecciones de Winkler son muy eficientes para la colecta de fauna edáfica, ya que capturan más especies por muestra en un área más pequeña que las trampas de caída (Cárdenas et al., 2017). Posteriormente, se dejó secar la muestra por tres días y la hojarasca fina tamizada previamente se colocó en un embudo de Berlese durante 72 horas en el laboratorio de la Estación Científica Yasuní. Esta metodología es efectiva para la colecta de animales edáficos, consiste en colocar la muestra en la parte superior del embudo de manera que los organismos se impulsan hacia abajo y caen en un recipiente de colección con etanol al 70% (Gibb y Oseto, 2019; Owens y Carlton, 2015). Por último, las 40 muestras debidamente etiquetadas y conservadas con alcohol se

almacenaron en el cubículo del laboratorio de entomología en el subsuelo de la facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la PUCE.

Nomenclatura (códigos)

Los invertebrados colectados se conservaron en 40 frascos con alcohol, etiquetados acorde al tratamiento al que fueron sometidos:

C-T: Calentamiento + sequía (techo)

C-ST: Calentamiento + sin techo

SC-T: Sin calentamiento (temperatura local) + sequía (techo)

SC-ST: Sin calentamiento + sin techo (control)

4.2 FASE DE PROCESAMIENTO

4.2.1 PROCESAMIENTO DE MUESTRAS

El procesamiento de las muestras colectadas en campo se realizó en ocho de las 40 totales, es decir, dos de cada tratamiento (escogidas al azar). Estas se limpiaron de partículas de suelo y hojarasca para la obtención de los invertebrados presentes en cada una de ellas, observando a través del estereomicroscopio (Olympus Co. 0,67X–4,5X, SZ61/SZ51, SZ2-ILST, Filipinas). En caso de encontrarlos, se los seleccionó y guardó en tubos Eppendorf®, dependiendo del tamaño de los invertebrados con una etiqueta escrita en cartulina blanca y con lápiz en la que conste: código de muestra y el mes y año de estudio.

A partir de los especímenes encontrados, se los fue clasificando hasta la resolución taxonómica más alta posible, visualizándolos mediante un estereomicroscopio estándar (Olympus Co. 0,67X–4,5X, SZ61/SZ51, SZ2-ILST, Filipinas). Todos los individuos fueron clasificados en filo, clase y orden, y de ser posible, hasta familia/subfamilia o género (pocos hasta nivel de especie), separados en morfoespecies (Cárdenas et al. 2017). Cabe mencionar que, en base a los diferentes estadios de los individuos registrados, las larvas y ninfas se clasificaron como morfoespecies distintas.

Se utilizó una base de datos de invertebrados edáficos del proyecto YSIB (Yasuní Soil Invertebrates Biodiversity) del Museo de Zoología QCAZI, Laboratorio de Entomología de la PUCE (Cárdenas et al. 2017) y bibliografía especializada entre la que se

incluyen libros y claves dicotómicas (como Borrór et al. 2005, Carvajal et al. 2011, Fernández, 2003). Cuando se registró una morfoespecie por primera vez, se la agregó a la base con fotografías laterales, dorsales y ventrales tomadas con la cámara de un teléfono inteligente (Apple Inc, iPhone 11, f. 1.8, 12 MP, iOS version 16.1, Model A2111, Chennai, India, 2019) colocado en un soporte universal GoSky (GoSky Optics®, Hong Kong) para el lente del estereomicroscopio.

A la vez que se identificaban los individuos, también se les midió el largo, ancho y alto en milímetros (en una escala de 10 del estereoscopio que es equivalente a 1 mm) para la cuantificación del biovolumen (proxy de biomasa), haciendo uso del ocular milimetrado del estereomicroscopio. En caso de que las medidas ya estaban tomadas en la base de datos (YSIB), no era necesario hacer las mediciones y de igual manera si una misma morfoespecie ya fue medida diez veces, para obtener así el promedio de las medidas (Cárdenas et al. 2017).

4.2.2 ASIGNACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES EN BASE A HÁBITOS ALIMENTICIOS

Se asignó una o más categorías de grupos funcionales a cada morfoespecie, basándose en la clasificación de Moreira et al. (2008): herbívoros, ingenieros de ecosistemas, transformadores de materia orgánica, descomponedores, depredadores, microrreguladores y plagas y enfermedades transmitidas por el suelo. Además, se incluyeron 'mesorreguladores' como una categoría de grupo funcional adicional para considerar a los mesofungívoros como animales entre 0,2 y 2 mm que regulan los ciclos de nutrientes (por ejemplo, Diptera: Cecidomyiidae) (Cárdenas et al. 2017). Aquellos que sobrepasaron los 2 mm se clasificaron como macroreguladores (Swift et al., 1979). Adicionalmente, se incluyeron a 'parasitoides y agentes de biocontrol' en la clasificación, dado que cumplen una función importante como agentes de control biológico y son notablemente comunes en la naturaleza (Fernández-arhex y Corley, 2003; Henry et al., 2010) (Anexo 2).

4.2.3 ANÁLISIS DE CONGLOMERADOS

La elaboración de conglomerados o análisis de grupos se basó en la metodología de Cárdenas et al. (2017), la construcción se llevó a cabo en base a la clasificación de los grupos funcionales asignados a cada morfoespecie en relación con su

tamaño, incluyendo la media de las mediciones de largo, ancho, alto y volumen. Cabe mencionar que la clasificación en conglomerados obtenida se utilizó para los análisis posteriores. El análisis de conglomerados se realizó en InfoStat v.2020 software (InfoStat Group, Córdoba, Argentina) usando la estandarización por defecto del programa (Di Rienzo et al., 2012). Se utilizó la distancia de Gower debido a que permite la combinación de datos categóricos y numéricos en escalas distintas (como matriz binaria y medidas de individuos), además sus resultados son más certeros en comparación con otros métodos (Mouchet et al., 2008). Adicionalmente, el método de Ward asegura que los conglomerados sean claramente definidos entre ellos, siendo la metodología seleccionada para este análisis (Pla et al., 2011).

4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

4.3.1 DISTRIBUCIÓN DE LA ABUNDANCIA EN DIAGRAMAS DE RANGO

Los diagramas de rango fueron graficados en RStudio (v 2022.07.2+576 Spotted Wakerobin) para la descripción de la estructura de comunidades edáficas en Yasuní; en la construcción de estos, se utilizaron datos de abundancia tanto a nivel de orden como de morfoespecies. La metodología empleada se basa en la distribución de la abundancia por rangos, lo que permite representar los datos de las comunidades como unidades fundamentales respecto al nivel en el que se esté estudiando (Foster y Dustan, 2010). En este tipo de diagrama se representa el logaritmo de la abundancia en el eje y, frente al rango del nivel de estudio en el eje horizontal (McGill et al., 2007). Cabe recalcar que se hizo uso de gráficos de rango de morfoespecies para comparar detalladamente la abundancia relativa de los diferentes grupos funcionales de la fauna del suelo que componen la comunidad de invertebrados (Cárdenas et al., 2017). Adicionalmente, la distribución de la abundancia de morfoespecies acorde al tratamiento permitió hacer comparaciones en la composición de la comunidad edáfica respecto al método empleado. En base al nivel taxonómico, para facilitar la visualización de la distribución de la abundancia en resoluciones taxonómicas más generales se consideraron clasificaciones en su mayoría de órdenes, sin embargo, se incluyeron clases (Diplopoda, Chilopoda) y subclases (Acari), dependiendo del nivel hasta el que se pudieron identificar los individuos en estudio. Adicionalmente, se aplicó el índice de Shannon (H') para comparar la equidad entre comunidades acorde al tratamiento, considerando que este índice permite comprender la variación en la que los individuos se distribuyen entre las especies dentro de la comunidad (Morin, 2011).

4.3.2 ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO (NMDS)

Para este análisis comparativo se utilizaron datos de presencia/ausencia de morfoespecies acorde a los tratamientos (calentamiento, sequía, calentamiento + sequía, control). El escalamiento multidimensional es una rama importante del análisis multivariado que se ha utilizado ampliamente para visualizar relaciones ocultas entre objetos en los datos (Young, 1970). La base de este método es encontrar la configuración de puntos compatibles con las relaciones de disimilitud dadas entre ellos, y la configuración resultante debe exhibir visualmente las estructuras o relaciones ocultas en los datos originales (Zhu y Yu, 2009). El análisis multivariado no métrico de dos dimensiones se realizó en la aplicación PAST (v 4.03) con datos binarios para la visualización de los resultados utilizando la métrica de similitud de Jaccard, al tratarse de datos de presencia/ausencia (Bag et al., 2019). Así, el NMDS permitió visualizar el conjunto de datos multivariados en un número reducido de dimensiones (Dexter et al., 2018). Para corroborar los resultados gráficos obtenidos del NMDS, se realizó en conjunto un análisis multivariado de similitud (ANOSIM) que muestra las cualidades distributivas entre grupos de manera que se distingan entre ellos por sus diferencias de dispersión (Anderson y Walsh, 2013). Así, se vieron las diferencias entre los tratamientos acorde a los valores de R obtenidos para cada uno de ellos (Tabla 1).

4.3.3 DISTRIBUCIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES

La clasificación de grupos funcionales utilizada basándose en hábitos alimenticios y tamaño corporal permite reducir la diversidad de morfoespecies para agruparlas respecto a su función redundante (Briones, 2014). La representación de los grupos funcionales en estudio se basó en su distribución a nivel de abundancia, siendo un parámetro flexible para reflejar la influencia de los mismos en el funcionamiento del ecosistema (Mulder, 2006). Adicionalmente, se visualizó la distribución del biovolumen acumulado para cada grupo funcional como un proxy de la biomasa (Cárdenas et al., 2017). Este mismo parámetro se utilizó para ver su variación respecto a cada tratamiento, lo que se representó con diagramas de caja y bigote para hacer comparaciones entre cada método empleado. Este tipo de diagrama es utilizado con el fin de resumir y comparar visualmente grupos de datos; para su construcción, se utiliza la media y mediana, los cuartiles aproximados y los puntos de datos más bajos y altos para reflejar el nivel, la dispersión y la simetría de una distribución de valores de datos (Williamson et al., 1989). De esta manera, se asociaron los diferentes roles

de las morfoespecies reflejados en los grupos funcionales con su relación respecto al funcionamiento del ecosistema (Briones, 2018).

5. RESULTADOS

5.1 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DEL SUELO

En este estudio se encontró un total de 457 individuos repartidos en 21 órdenes con 194 morfoespecies (Anexo 3 y 4). En la comunidad edáfica, los grupos más abundantes de forma global fueron los himenópteros (predominantemente hormigas) y ácaros (con 135 y 122 individuos, respectivamente) seguidos de coleópteros con 54 individuos (principalmente Staphylinidae y Nitidulidae), 23 pseudoscorpiones y 22 miembros de Diptera (Cecidomyiidae y Ceratopogonidae, principalmente). Se vio una abundancia intermedia de Diplopoda (14), Blattodea (13), Entomobryomorpha (11) y Hemiptera (11). Por el contrario, los grupos menos abundantes fueron Chilopoda, Diplura, Poduromorpha y Trichoptera. Esta distribución se pudo evidenciar en términos de abundancia relativa de mayor a menor respecto al rango de órdenes acorde a su ocurrencia respecto al total de individuos (Figura 2). Cabe destacar que, aquellas identificadas hasta nivel de especie fueron únicas en su mayoría (excepto *H. distinguenda*), mientras que el género más abundante fue *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae).

En general, el gráfico de rango-abundancia de morfoespecies mostró la distribución logarítmica típicamente asociada a ambientes prístinos, es decir, con pocas especies comunes, algunas moderadamente comunes y la gran mayoría raras (Figura 3). En cuanto a la abundancia relativa por tratamiento, se observó un rango más amplio de morfoespecies en el tratamiento control respecto al resto, siendo el tratamiento de calentamiento y sequía el de menor abundancia (Figura 4). Finalmente, las comunidades edáficas de cada tratamiento tuvieron un alto grado de equidad según lo demostró el índice de Shannon (C-T= 3,85; C-ST= 3,56; SC-T=3,9; SC-ST=3,97).

5.2 COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS EDÁFICOS EN RESPUESTA AL CALENTAMIENTO Y SEQUÍA

En el análisis del escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) se mostraron los resultados preliminares acorde a los tratamientos aplicados en las comunidades del suelo representados en función del índice de similitud de Jaccard (Figura 5). Se tomó en cuenta la

presencia o ausencia de invertebrados en función de los tratamientos (representados en puntos de colores); se debe considerar que los ejes son arbitrarios, al igual que la orientación de este gráfico de dos dimensiones. En general, el control (sin calentamiento ni sequía) se vio gráficamente solapado con el resto de los tratamientos, debido a las morfoespecies que también coinciden con los demás. Por otro lado, se pudo evidenciar gráficamente que el tratamiento de calentamiento + sequía está mayormente separado del tratamiento de sólo calentamiento; sin embargo, ambos mostraron polígonos de mayor tamaño con una tendencia a presentarse más dispersos. Finalmente, el tratamiento de sequía se vio mayormente solapado con el tratamiento de calentamiento en comparación con el resto de polígonos. Acorde al análisis multivariado de similitud (ANOSIM), pese a que gráficamente los tratamientos se ven solapados, existen diferencias entre ellos ($0,5 < R < 0,75$); sin embargo, aquellos que presentaron valores de R menores ($0,25 < R < 0,5$) tienen cierto grado de superposición. Por lo tanto, el tratamiento de calentamiento y sequía está parcialmente superpuesto con el tratamiento de sequía y el control (Tabla 1).

5.3 CARACTERIZACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES DE INVERTEBRADOS EDÁFICOS

El análisis de conglomerados discriminó ocho grupos funcionales principales en los miembros que conforman la comunidad de invertebrados del suelo (correlación cofenética = 0,598) (Figura 6). La fuente de consulta para detallar las especificaciones de cada grupo funcional fue la base de datos del proyecto YSIB 'Functional group base' actualizada en mayo de 2022. Se evidenciaron tres grupos de generalistas (conformados por Acari, larvas y adultos de Diptera (ej, Tephritidae), Anthocoridae, Opilion, larvas de Staphylinidae, entre otros), mismos que presentan dietas y hábitos variados como fitófagos, micófagos y polífagos, pudiendo alimentarse además de polen, restos animales, etc. (Brown et al., 2010; Culliney, 2013; Kury y Pinto-da-Rocha, 2002; Saulich y Musolin, 2009). Por otro lado, las microavispa (Mymaridae, Platygasteridae) se clasificaron en el grupo de parasitoides, dado a este mecanismo presente en estas familias que parasitan principalmente huevos de insectos (Fernández-arhex, V. y Corley, 2003). Además, se seleccionaron dos grupos de plagas, el primero conformado por escarabajos de la subfamilia Scolytinae (familia Curculionidae) caracterizados por el cultivo de hongos en árboles, y el segundo que se alimentan directamente de plantas o pueden ser vectores de enfermedades para estas (como Ceratopogonidae, Cicadellidae, Hemiptera, Nitidulidae) (Biedermann et al. 2005; Gomez et

al., 2018). Adicionalmente, se clasificaron dos grupos transformadores de materia orgánica, el primero conformado principalmente por coleópteros (Scarabeidae, Oxytelinae, *Anaedus*, *Canthon*), así como adultos y ninfas de Blattidae, con funciones importantes en el desplazamiento de excremento al ser coprófagos en el caso de los escarabajos (Chandra y Gupta, 2012); y el segundo con miembros de Collembola, predominantemente (Entomobryomorpha, Sminthuridae, Symphypleona) que se alimentan de partes blandas de la vegetación y pueden ser dispersores de hongos micorrícicos arbusculares (Seres et al., 2007). También se diferenció un conglomerado en el que todos los miembros eran depredadores, en el que se incluyeron arañas, chinches, escarabajos depredadores y pseudoscorpiones (Saulich y Musolin, 2009; Schomann et al., 2008; Valdez, 2020). Por otro lado, Diplopoda, Isoptera, Polydesmida son ingenieros del ecosistema al igual que las hormigas (Lavelle et al., 2016), mismas que fueron categorizadas como un grupo funcional adicional (depredadoras, omnívoras). Finalmente, hubo dos grupos de mesoreguladores, en su mayoría micófagos y microbívoros (Diptera, Ptiliidae, Poduromorpha; Cecidomyiidae, Phlaeothripidae) (Arnett et al. 2002; Mound, 2002) (Anexo 5).

En base a la distribución de la abundancia por grupo funcional, los omnívoros (O3) fueron los más abundantes conformados por 122 miembros de Acari y el grupo menos abundante fue el de plagas (Pd1) que lo conformaron cuatro escarabajos de la subfamilia Scolytinae (Figura 7). A su vez, en cuanto al biovolumen, el grupo de transformadores de materia orgánica (LT1) (Scarabeidae, *Anaedus*, Blattidae, *Canthon*, Oxytelinae) presentó la mayor biomasa ($661,38 \text{ mm}^3$) mientras que mesoreguladores (Me1), parasitoides (PBa) y transformadores de materia orgánica (LT2) fueron los grupos con menor biovolumen de forma global ($1,43$; $1,69$ y $1,75 \text{ mm}^3$, respectivamente) (Figura 8). Por otro lado, tomando en cuenta este mismo parámetro transformado a logaritmo para hacer comparaciones entre tratamientos, el grupo de transformadores de materia orgánica (LT1) presentó la mayor media de biovolumen en todos los tratamientos excepto en el de calentamiento + techo, en el cual se destacaron los omnívoros (O1). Únicamente el control presentó los grupos funcionales completos; en el tratamiento de calentamiento estuvieron ausentes ingenieros del ecosistema (EE) y omnívoros (O2), en el de sequía plagas (Pd1) y parasitoides (PBa) y en el tratamiento de calentamiento + sequía no se encontraron mesoreguladores (Me1) ni transformadores de materia orgánica (LT1) (Figura 9).

6. DISCUSIÓN

El suelo provee una gran variedad de servicios esenciales como: un medio de anclaje en el que puede desarrollarse la vegetación, aprovisionamiento de agua y filtración, reciclaje y almacenamiento de materia orgánica y un refugio para una gran variedad de animales (Hopwood et al., 2021; Orgiazzi et al., 2016). Todos estos factores combinados permiten que el mundo sea un lugar habitable y garantizan la sostenibilidad del ecosistema (Briones 2014; Hopwood et al., 2021). A su vez, esto en conjunto se vincula con la presencia de la fauna edáfica que juega un papel crucial en la formación del suelo, la descomposición de la hojarasca, el ciclo de nutrientes, la regulación biótica y promoviendo el crecimiento de las plantas (Briones, 2018; Moreira et al., 2008). La composición y textura del suelo se asocia con las comunidades que habitan en él; en este caso de estudio, al tratarse de suelos arcillosos caracterizados por una alta capacidad de retención de agua y almacenamiento de carbono influyen en la distribución y abundancia de los organismos por tener ciclos de vida y actividades dependientes de la estructura del suelo (DePauw y O'Brien, 2016; Gómez-Guerrero y Doane, 2018). Por ejemplo, los microbios utilizan los microporos llenos de aire para crecer, mientras que animales de mayor tamaño requieren espacios más grandes (macroporos) o la película de agua que rodea las partículas del suelo para moverse en busca de alimento (Briones, 2018).

En base a la composición de la comunidad edáfica en Yasuní, las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) fueron el grupo más abundante y el género mayormente encontrado fue *Solenopsis*; este mismo patrón se observó en el estudio de Cárdenas y colaboradores (2017), en el que estos insectos también fueron los más abundantes en comparación con el resto de grupos de invertebrados. Asimismo, en un censo realizado en la Estación de Biodiversidad Tiputini, los géneros predominantes de hormigas en el suelo fueron *Pheidole*, *Solenopsis* y *Pyramica* (Mertl y Traniello, 2010; Ryder Wilkie et al., 2010). Pues, las hormigas se destacan entre los himenópteros por ser uno de los grupos más abundantes y conspicuos en los bosques preservados, con gran importancia tanto en términos de biomasa como de abundancia relativa local (Pazmiño-Palomino y Troya, 2022; Wilson y Hölldobler, 2005). Por otro lado, uno de los grupos de artrópodos numéricamente más abundantes en los horizontes orgánicos de la mayoría de los suelos son los ácaros (Acari) (Behan-Pelletier, 1999; Culliney, 2013), como se evidenció en la composición de las

comunidades estudiadas. Siendo los oribátidos un componente dominante de microartrópodos en la mayoría de los suelos forestales (Dirilgen et al., 2016). A pequeña escala, las comunidades de ácaros pueden ser bioindicadores de la biodiversidad edáfica debido a su interacción con nichos ecológicos, su alta abundancia, diversidad y amplia distribución (Dirilgen et al., 2016; Gulvik, 2007), por lo que su presencia es de gran importancia para evidenciar los cambios en la estructura de la comunidad edáfica. Cabe mencionar que, la ausencia de ciertos grupos de invertebrados se debe a la metodología aplicada, considerando que organismos como anélidos y nemátodos se encuentran bajo la capa de hojarasca que no es muestreada con el tamizado de Winkler (Cárdenas et al., 2017).

La distribución global de morfoespecies encontradas es la característica de ambientes prístinos, con especies raras en su mayoría y pocas comunes. Este mismo patrón se mantuvo pese a la aplicación de los tratamientos, sin embargo, la tendencia se vio más marcada en el control y el tratamiento de sequía. Dicha distribución podría deberse a que el suelo tiene un alto grado de heterogeneidad espacial y temporal, condiciones microclimáticas variadas, diferentes fuentes de alimento y energía disponible, lo que en conjunto permite el desarrollo de diversos organismos, resultando en una menor presencia de especies dominantes (Coleman et al., 2018; Mandal y Neenu, 2012). Así, fue evidente que la heterogeneidad del suelo favorece la coexistencia de especies (Lavelle et al., 2016), lo que pudo apreciarse por el alto grado de equidad en las comunidades estudiadas. Además, la estructura de las comunidades expuestas a sequía fue muy similar a las del control, indicando que el tratamiento adecuado durante 25 días no tuvo repercusiones significativas, pues los efectos severos de la sequía son evidenciables en largos períodos de tiempo en bosques amazónicos (Phillips et al., 2009). Si bien este tipo de experimentos de exclusión (techo) puede tener un impacto similar al de la sequía natural, las repercusiones se desarrollan más lentamente y ciertos aspectos no pueden ser simulados de manera realista, como el calentamiento del aire y consecuencias a gran escala (mayor área) como ocurriría en eventos proyectados (Corlett, 2016; Tao et al., 2016), pues el tratamiento fue restringido a las unidades experimentales. Por otro lado, la abundancia de invertebrados edáficos varió acorde al tratamiento: el control presentó el mayor rango y abundancia de morfoespecies, por lo que se observó solapamiento con el resto de los tratamientos en el análisis multidimensional no métrico, debido a las morfoespecies que coincidieron con los demás.

Dado que el cambio climático es una de las principales fuerzas impulsoras que amenazan a los organismos del suelo, es de vital importancia conocer el efecto de condiciones futuras adversas (Parmesan, 2006; Sünemann et al., 2021). De esta manera, se observaron cambios en la composición de las comunidades edáficas respecto al control, lo que concuerda con la hipótesis planteada. Evidentemente, el calentamiento y sequía puede tener efectos significativos en las comunidades del suelo, tomando en consideración que estas son muy diversas y complejas en su capacidad de respuesta a los cambios en los patrones de temperatura y precipitación (Siebert et al., 2019; Yin et al., 2019). En particular, la sequía interrumpe los ciclos reproductivos de la fauna (Maraldo et al., 2009; Waagner et al., 2011) y hace que las fuentes de alimento sean más secas y difíciles de digerir, especialmente para los detritívoros por su dependencia del sustrato (Siebert et al., 2019; Thakur et al., 2018). Estos efectos perjudiciales se podrían intensificar por influencia de altas temperaturas que resultan en consecuencias más evidentes como la reducción de la actividad biológica (Siebert et al., 2019; Thakur et al., 2018); lo que se pudo evidenciar por los cambios en términos de diversidad y abundancia de las comunidades expuestas al tratamiento de calentamiento y sequía.

Todos los miembros de las comunidades edáficas fueron asignados a categorías funcionales genéricas según el proceso específico del suelo en el que intervienen o la función particular que realizan (Moreira et al., 2018). El agrupamiento para el análisis de conglomerados, basado en el tamaño corporal y hábitos alimenticios, mostró una correlación cofenética (>0.5) y permitió observar gráficamente las relaciones entre los grupos funcionales asignados como una aproximación de los vínculos ecológicos entre ellos (Walter y Proctor, 2013). El grupo de omnívoros conformado por ácaros (O3), que fue el más abundante, se vio estadísticamente distante respecto al resto de grupos; lo cual, podría deberse a que es un 'conjunto' por estar conformado por miembros del mismo taxón y similar función ecológica (Walter y Proctor, 2013). Además, está biológicamente vinculado a su dieta variada que es principalmente fungívora, saprófita, necrófita o depredadores de micro y mesofauna (Dirilgen et al., 2016; Walter y Proctor, 2013). Asimismo, se agruparon las hormigas omnívoras y depredadoras en una rama por la asociación respecto al taxón y función, considerando que son ingenieras del ecosistema (O-EE, P-EE), pero se vieron separadas de otros depredadores (P), lo que resalta su rol único dado a sus características morfológicas y fisiológicas que les distingue de los demás taxones (Cárdenas et al., 2017; Lach et al., 2010). Los otros omnívoros (O1 y O2) se distribuyeron uniformemente en las

ramas del árbol, siendo de menor y mayor tamaño, respectivamente. Adicionalmente, el grupo de ingenieros del ecosistema (EE) conformado por milpiés y termitas (Diplopoda e Isoptera, respectivamente) se diferenció de la rama por su influencia en la estructura del suelo mediante la formación de agregados y poros (Hirvas y Cooper, 2016). A su vez, Diptera: Cecidomyiidae y Thysanoptera: Phlaeothripidae (Me2) se relacionó con la rama de plagas conformadas por escarabajos (Scolytinae) y chinches de mayor tamaño (Pd1 y Pd2, respectivamente), lo que se debe a que algunas especies de trips pueden ser plagas o vectores de enfermedades para las plantas (Mound et al., 2022).

Por otro lado, el grupo de transformadores de materia orgánica conformado por colémbolas y psocópteros (LT2) se agrupó en la misma rama que Diptera, Ptiliidae, Poduromorpha (Me1), probablemente por el solapamiento en cuanto a sus hábitos alimenticios al ser en su mayoría microbívoros (Potapov et al., 2016) y por un rango similar en el tamaño corporal. Finalmente, se relacionó el grupo de avispas parasitoides (PBa) con el de transformadores de materia orgánica (LT1) con hábitos principalmente coprófagos de gran importancia para el movimiento y uso del excremento (Chandra y Gupta, 2012); esta asociación podría estar vinculada con procesos ecosistémicos, pues los parasitoides favorecen la regulación de los herbívoros (control biológico), contribuyendo a la estructura de las comunidades tropicales (Crespo-Pérez et al., 2020); y los transformadores facilitan el reciclaje de nutrientes y la descomposición, lo que también beneficia el funcionamiento del ecosistema (Crespo-Pérez et al., 2020; Culliney, 2013). Gracias a las asignaciones respecto a los rasgos funcionales, que son propiedades de los individuos que gobiernan su interacción con el entorno, se pudo aportar nuevos conocimientos sobre las respuestas de los invertebrados del suelo a los cambios ambientales (Pey et al., 2014). Así, si bien la importancia funcional de la biodiversidad edáfica aún carece de suficientes estudios para ser claramente comprendida, su conservación es vital para asegurar el funcionamiento del ecosistema pese a futuros cambios ambientales que podrían llegar a perjudicarlo (Briones, 2014; Decaëns, 2006).

La abundancia de grupos funcionales se relacionó con la abundancia taxonómica, pues los ácaros generalistas (O3) y hormigas omnívoras (O-EE) fueron los más abundantes, mientras que el grupo de plagas escarabajo (Scolytinae; Pd1) presentó el menor número de individuos. Sin embargo, a nivel de biovolumen, el grupo de transformadores de materia orgánica (LT1) fue el que presentó el valor máximo. Un resultado similar se observó

en el estudio de Cárdenas y colaboradores (2017), en el cual, los transformadores de hojarasca (detritívoros) fueron los más representativos en términos de biovolumen y tuvieron el rango más amplio de volumen corporal encontrado en el suelo del Parque Nacional Yasuní. Cabe mencionar que, tanto la termotolerancia como el grupo funcional son variables según las etapas de desarrollo (Chown et al., 2004; Mandal y Neenu, 2012), por esa razón se consideraron como morfoespecies distintas a larvas y juveniles en la clasificación.

En base a los tratamientos, dado que los colémbolos tienen una alta sensibilidad al calentamiento (Vestergård et al., 2015), se evidenciaron cambios en el biovolumen de transformadores de materia orgánica conformados por miembros de este orden (LT2) en comparación con el control. En un estudio a largo plazo, la sequía redujo la biomasa de *Collembola* en un 44% y este tratamiento combinado con calentamiento la disminuyó en un 67% (Vestergård et al., 2015). En este caso particular, el control presentó un rango más amplio de biovolumen respecto a los tratamientos, sin embargo, no se evidenciaron cambios significativos; lo que probablemente se deba a que se trata de un estudio a corto plazo y, por ende, no se manifiestan los efectos en la estabilidad de los procesos del suelo por afecciones en los grupos funcionales (Cárdenas et al., 2017). Además, se debe considerar que algunas especies que son funcionalmente redundantes para un proceso ecosistémico dado en un momento determinado podrían, no obstante, dejar de serlo en condiciones modificadas (Briones, 2014; Briones, 2018). De manera similar, pese a que ciertos grupos funcionales estuvieron ausentes en los tratamientos, estos podrían estar inicialmente inactivos, pero volverse funcionalmente activos bajo un entorno cambiante (Briones, 2014; Briones, 2018), por lo que es importante implementar estudios a largo plazo (Yin et al., 2020). Así, en vista que la disimilitud funcional tiene un gran impacto en el funcionamiento del ecosistema en todos los rangos de tamaño corporal, es de vital importancia estudiar la respuesta a cambios ambientales futuros en términos funcionales para mantener el aprovisionamiento de los servicios ecosistémicos brindados por la fauna edáfica (Briones, 2018; Mandal y Neenu, 2012).

7. CONCLUSIONES

1. Las comunidades edáficas en estudio estuvieron conformadas por 21 órdenes repartidos en 194 morfoespecies, entre las que se destacaron hormigas, ácaros y coleópteros de forma global. Se observaron cambios en la composición de las comunidades, pues el mayor rango de morfoespecies se evidenció en el control en comparación con los tratamientos. Sin embargo, en el análisis multidimensional no métrico (NMDS) el efecto del tratamiento de calentamiento y sequía presentó cierta similitud con el tratamiento de sequía y el control por las morfoespecies compartidas.
2. Se asignaron 14 grupos funcionales acorde a la función ecológica y tamaño corporal, siendo los transformadores de material orgánico los de mayor biovolumen, tanto de forma global como en los tratamientos (excepto en el de calentamiento y sequía por su ausencia). No obstante, al tratarse de un estudio a corto plazo, no se evidenciaron cambios notables a nivel de biovolumen al comparar esta variable entre los tratamientos expuestos.
3. El control presentó los grupos funcionales completos, mientras que algunos de ellos estuvieron ausentes acorde a los tratamientos. Este cambio en la composición podría tener repercusiones en las funciones ecológicas de la fauna edáfica; sin embargo, se debe constatar que esta tendencia se mantenga al procesar el 100% de las muestras para comprender el efecto de los eventos climáticos extremos.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, M. J. y Walsh, D. C. (2013). PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological monographs*, 83(4), 557-574
- Andriuzzi, W. S., Franco, A. L., Ankrom, K. E., Cui, S., de Tomasel, C. M., Guan, P., ... y Wall, D. H. (2020). Body size structure of soil fauna along geographic and temporal gradients of precipitation in grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 140, 107638.
- Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E. y Frank, J. H. (2002). *American beetles, volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press.
- Bag, S., Kumar, S. K. y Tiwari, M. K. (2019). An efficient recommendation generation using relevant Jaccard similarity. *Information Sciences*, 483, 53-64.
- Bass, M. S., Finer, M., Jenkins, C. N., Kreft, H., Cisneros-Heredia, D. F., McCracken, S. F., ... y Kunz, T. H. (2010). Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *PloS one*, 5(1), e8767.
- Beauty, K., Mishra, S. N., Panwar, V. P., Kumar, S., Kumar, S., y Kumar, R (2020). The effect of soil organisms and macro-invertebrates in physical and chemical conditions of soil. *The Biobrio*, 7 (1&2): 463-470.
- Behan-Pelletier, V. M. (1999). Oribatid mite biodiversity in agroecosystems: role for bioindication. *Agriculture, ecosystems & environment*, 74(1-3), 411-423.
- Betts, R. A., Malhi, Y. y Roberts, J. T. (2008). The future of the Amazon: new perspectives from climate, ecosystem, and social sciences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1498), 1729-1735.
- Biedermann, R., Achtziger, R., Nickel, H. y Stewart, A. J. (2005). Conservation of grassland leafhoppers: a brief review. *Journal of Insect Conservation*, 9(4), 229-243.
- Briones, M. J. (2014). Soil fauna and soil functions: a jigsaw puzzle. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 7.
- Briones, M. J. (2018). The serendipitous value of soil fauna in ecosystem functioning: the unexplained explained. *Frontiers in Environmental Science*, 6, 149.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., y West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789.
- Boisier, J. P., Ciais, P., Ducharne, A. y Guimberteau, M. (2015). Projected strengthening of Amazonian dry season by constrained climate model simulations. *Nature Climate Change*, 5(7), 656-660.
- Bonan, G. B. (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449.

- Bosch, J., Varliero, G., Hallsworth, J. E., Dallas, T. D., Hopkins, D., Frey, B., ... y Cowan, D. A. (2021). Microbial anhydrobiosis. *Environmental Microbiology*, 23(11), 6377-6390.
- Borror, D.J, Dwight, M.D. y Triplehorn, C.A. (2005). *An introduction to the study of insects* (4^a ed.). Rinehart & Winston.
- Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. Y Zumbado, M.A. (2010). *Manual of Central American Diptera* (Vol.2). NRC Research Press.
- Cárdenas, R. E., Donoso, D. A., Argoti, A., y Dangles, O. (2017). Functional consequences of realistic extinction scenarios in A mazonian soil food webs. *Ecosphere*, 8(2), e01692.
- Carvajal, V., Villamarín, S. y Ortega, A. M. (2011). *Escarabajos del Ecuador, principales géneros*. Serie Entomología 1.
- Chandra, K. y Gupta, D. (2012). Diversity and composition of dung beetles (scarabaeidae: scarabaeinae and aphodiinae) assemblages in singhori wildlife sanctuary, raisen, madhya pradesh (India). *Entomol. Zool*, 7, 1-16.
- Chapin, F. S., Matson, P. A., Mooney, H. A., y Vitousek, P. M. (2002). *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer.
- Chen, X., Liu, M., Hu, F., Mao, X. y Li, H. (2007). Contributions of soil micro-fauna (protozoa and nematodes) to rhizosphere ecological functions. *Acta Ecologica Sinica*, 27(8), 3132-3143.
- Chown, S. L., Chown, S. y Nicolson, S. (2004). *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.
- CLIMATE-DATA.ORG. (2015). *Clima Yasuní*. Obtenido de <https://es.climate-data.org/america-del-sur/ecuador/provincia-de-orellana/yasuni-181639/>
- Coleman, D. C., Callaham, M., y Crossley Jr, D. A. (2018). *Fundamentals of soil ecology* (3^a ed.). Academic press.
- Conti, E., Di Mauro, L. S., Pluchino, A., y Mulder, C. (2020). Testing for top-down cascading effects in a biomass-driven ecological network of soil invertebrates. *Ecology and evolution*, 10(14), 7062-7072.
- Corlett, R. T. (2016). The impacts of droughts in tropical forests. *Trends in plant science*, 21(7), 584-593.
- Crespo-Pérez, V., Kazakou, E., Roubik, D. W. y Cárdenas, R. E. (2020). The importance of insects on land and in water: a tropical view. *Current opinion in insect science*, 40, 31-38.
- Crowther, T. W., Boddy, L. y Jones, T. H. (2011). Outcomes of fungal interactions are determined by soil invertebrate grazers. *Ecology Letters*, 14(11), 1134-1142.

- Crowther, T. W., Thomas, S. M., Maynard, D. S., Baldrian, P., Covey, K., Frey, S. D., ... y Bradford, M. A. (2015). Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(22), 7033-7038.
- Culliney, T. W. (2013). Role of arthropods in maintaining soil fertility. *Agriculture*, 3(4), 629-659.
- Decaëns, T., Jiménez, J. J., Gioia, C., Measey, G. J., y Lavelle, P. (2006). The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology*, 42, S23-S38.
- DePauw, R. y O'Brien, L. (2016). Wheat Breeding: Exploiting and Fixing Genetic Variation by Selection and Evaluation. *Reference Module in Food Science*, 279-286.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. W. (2012). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dirilgen, T., Arroyo, J., Dimmers, W. J., Faber, J., Stone, D., da Silva, P. M., ... y Bolger, T. (2016). Mite community composition across a European transect and its relationships to variation in other components of soil biodiversity. *Applied Soil Ecology*, 97, 86-97.
- Dermody, O., Weltzin, J. F., Engel, E. C., Allen, P. y Norby, R. J. (2007). How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem? *Plant and Soil*, 301(1), 255-266.
- Dexter, E., Rollwagen-Bollens, G. y Bollens, S. M. (2018). The trouble with stress: A flexible method for the evaluation of nonmetric multidimensional scaling. *Limnology and Oceanography: Methods*, 16(7), 434-443.
- Evans, A. V. (2007). *National Wildlife Federation field guide to insects and spiders & related species of North America*. Sterling Publishing Company.
- Ewers, R. M., Boyle, M. J., Gleave, R. A., Plowman, N. S., Benedick, S., Bernard, H., ... y Turner, E. C. (2015). Logging cuts the functional importance of invertebrates in tropical rainforest. *Nature communications*, 6(1), 1-7.
- Fernández, F. (2003). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Fernández-arhex, V. y Corley, J. C. (2003). The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology*, 13(4), 403-413.
- Foster, S. D. y Dunstan, P. K. (2010). The analysis of biodiversity using rank abundance distributions. *Biometrics*, 66(1), 186-195.
- Geisen, S., Wall, D. H., y van der Putten, W. H. (2019). Challenges and opportunities for soil biodiversity in the anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R1036-R1044.

- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H. y Hättenschwiler, S. (2010). Diversity meets decomposition. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 372-380.
- Gibb, T. J. y Oseto, C. Y. (2019). *Insect collection and identification: techniques for the field and laboratory*. Academic Press.
- Gomez, D. F., Rabaglia, R. J., Fairbanks, K. E. y Hulcr, J. (2018). North American Xyleborini north of Mexico: a review and key to genera and species (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). *ZooKeys*, (768), 19.
- Gómez-Guerrero, A. y Doane, T. (2018). The response of forest ecosystems to climate change. *Developments in Soil Science* (Vol. 35, pp. 185-206). Elsevier.
- Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Parr, C. L., y Eggleton, P. (2021). The impact of invertebrate decomposers on plants and soil. *New Phytologist*, 231:2142-2149.
- Gulvik, M. (2007). Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review. *Polish Journal of Ecology*, 55(3), 415.
- Henry, L. M., May, N., Acheampong, S., Gillespie, D. R., y Roitberg, B. D. (2010). Host-adapted parasitoids in biological control: Does source matter? *Ecological Applications*, 20(1), 242-250.
- Hirmas, D. R. y Cooper, M. (2016). Introduction to the special issue on soil macrofauna as ecosystem engineers. *Soil Science*, 181(3/4), 89-90.
- Hopwood, J.S., Frischle, E. y Lee-Mäder, E. (2021). *Farming with Soil Life: A Handbook for Supporting Soil Invertebrates and Soil Health on Farms*. OR: The Xerces Society for Invertebrate Conservation.
- Huntington, T. G. (2006). Evidence for intensification of the global water cycle: review and synthesis. *Journal of Hydrology*, 319(1-4), 83-95.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., ... y Foster, R. B. (2007). Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(3), 864-869.
- Korning, J., Thomsen, K., Dalsgaard, K. y Nørnberg, P. (1994). Characters of three Udults and their relevance to the composition and structure of virgin rain forest of Amazonian Ecuador. *Geoderma*, 63(2), 145-164.
- Kury, A. B. y Pinto-da-Rocha, R. (2002). 4.4 Opiliones. *Amazonian Arachnida and Myriapoda* (pp. 345-362). Pensoft Publ.
- Lach, L., Parr, C. y Abbott, K. (2010). *Ant ecology*. Oxford University Press.
- Lavelle, P. (2002). Functional domains in soils. *Ecological research*, 17(4), 441-450.

- Lavelle, P., Spain, A., Blouin, M., Brown, G., Decaëns, T., Grimaldi, M., ... y Zangerlé, A. (2016). Ecosystem engineers in a self-organized soil: a review of concepts and future research questions. *Soil Science*, 181(3/4), 91-109.
- Liang, C., Schimel, J. P. y Jastrow, J. D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature microbiology*, 2(8), 1-6.
- Lister, B. C., y Garcia, A. (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(44), E10397-E10406.
- Malmer, A., Murdiyarso, D., Bruijnzeel, L. A., y Ilstedt, U. (2010). Carbon sequestration in tropical forests and water: a critical look at the basis for commonly used generalizations. *Global Change Biology*, 16(2), 599-604.
- Mandal, A. y Neenu, S. (2012). Impact of climate change on soil biodiversity-a review. *Agricultural Reviews*, 33(4), 283-292.
- Manzoni, S., Schimel, J. P. y Porporato, A. (2012). Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, 93(4), 930-938.
- Maraldo, K., Ravn, H. W., Slotsbo, S. y Holmstrup, M. (2009). Responses to acute and chronic desiccation stress in *Enchytraeus* (Oligochaeta: Enchytraeidae). *Journal of Comparative physiology B*, 179(2), 113-123.
- McGill, B. J., Etienne, R. S., Gray, J. S., Alonso, D., Anderson, M. J., Benecha, H. K., ... y White, E. P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*, 10(10), 995-1015.
- McKie, B. G., Woodward, G., Hladysz, S., Nistorescu, M., Preda, E., Popescu, C., ... y Malmqvist, B. (2008). Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *Journal of Animal Ecology*, 495-504.
- Mertl, A. y Traniello, J. (2010). Correction: Species Diversity and Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. *Plos one*, 5(10).
- Metz, M. R., Sousa, W. P. y Valencia, R. (2010). Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91(12), 3675-3685.
- Molina, X., Farjas, M., y Ojeda, J. C. (2019). Geografía del carbono en alta resolución en bosque tropical amazónico del Ecuador utilizando tecnología LiDAR aerotransportada. *Revista Cartográfica*, (98), 75-95.
- Moreira, F. M., Huising, E.J. y Bignell, D.E. (2008). A handbook of tropical soil biology. Sampling and characterization of below-ground biodiversity. Earthscan.

- Morin, P. J. (2011). *Community ecology* (2^a ed.). John Wiley & Sons.
- Mouchet, M., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mason, N. W., Tomasini, J. A. y Mouillot, D. (2008). Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices. *Oikos*, 117(5), 794-800.
- Mound, L. (2002). Thysanoptera biodiversity in the Neotropics. *Revista de biología tropical*, 50(2), 477-484.
- Mound, L. A., Wang, Z., Lima, É. F. y Marullo, R. (2022). Problems with the concept of “pest” among the diversity of pestiferous thrips. *Insects*, 13(1), 61.
- Mulder, C. (2006). Driving forces from soil invertebrates to ecosystem functioning: the allometric perspective. *Naturwissenschaften* 93, 467–479.
- Orgiazzi, A., Bardgett, R. D. y Barrios, E. (2016). *Global soil biodiversity atlas*. European Commission.
- Ott, D., Rall, B. C. y Brose, U. (2012). Climate change effects on macrofaunal litter decomposition: the interplay of temperature, body masses and stoichiometry. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 3025-3032.
- Owens, B. E. y Carlton, C. E. (2015). "Berlese vs. Winkler": Comparison of Two Forest Litter Coleoptera Extraction Methods and the ECOLI (Extraction of Coleoptera in Litter) Protocol. *The Coleopterists Bulletin*, 645-661.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 637-669.
- Pazmiño-Palomino, A. y Troya, A. (2022). Ants of Ecuador: new species records for a megadiverse country in South America. *Revista Brasileira de Entomologia*, 66.
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., ... y Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15(3), 194-206.
- Pillay, R., Venter, M., Aragon-Osejo, J., González-del-Pliego, P., Hansen, A. J., Watson, J. E., y Venter, O. (2022). Tropical forests are home to over half of the world's vertebrate species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 20(1), 10-15.
- Pires, A. P., Srivastava, D. S., Marino, N. A., MacDonald, A. A. M., Figueiredo-Barros, M. P., y Farjalla, V. F. (2018). Interactive effects of climate change and biodiversity loss on ecosystem functioning. *Ecology*, 99(5), 1203-1213.
- Pitman, N. C. A. (2000). *A large-scale inventory of two Amazonian tree communities*. Duke University.
- Pla, L., Casanoves, F. y Di Rienzo, J. (2011). *Quantifying functional biodiversity*. Springer Science & Business Media.

- Potapov, A. A., Semenina, E. E., Korotkevich, A. Y., Kuznetsova, N. A. y Tiunov, A. V. (2016). Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms. *Soil Biology and Biochemistry*, 101, 20-31.
- Phillips, O. L., Aragão, L. E., Lewis, S. L., Fisher, J. B., Lloyd, J., López-González, G., ... y Torres-Lezama, A. (2009). Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science*, 323(5919), 1344-1347.
- PUCE. (2021). *Estación Científica Yasuní*. Obtenido de <https://www.puce.edu.ec/estacion-cientifica-yasuni/>
- Ryder Wilkie, K. T., Mertl, A. L. y Traniello, J. F. (2010). Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *Plos one*, 5(10), e13146.
- Saulich, A. K. y Musolin, D. L. (2009). Seasonal development and ecology of anthocorids (Heteroptera, Anthocoridae). *Entomological Review*, 89(5), 501-528.
- Schomann, A., Afflerbach, K. y Betz, O. (2008). Predatory behaviour of some Central European pselaphine beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Pselaphinae) with descriptions of relevant morphological features of their heads. *European Journal of Entomology*, 105(5).
- Seres, A., Bakonyi, G. y Posta, K. (2007). Collembola (Insecta) disperse the arbuscular mycorrhizal fungi in the soil: Pot experiment. *Polish Journal of Ecology*, 55(2), 395-399.
- Siebert, J., Thakur, M. P., Reitz, T., Schädler, M., Schulz, E., Yin, R., ... y Eisenhauer, N. (2019). Extensive grassland-use sustains high levels of soil biological activity but does not alleviate detrimental climate change effects. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 60, pp. 25-58). Academic Press.
- Smith, J. J., Hasiotis, S. T., Kraus, M. J. y Woody, D. T. (2009). Transient dwarfism of soil fauna during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(42), 17655-17660.
- Snyder, B. A., y Hendrix, P. F. (2008). Current and potential roles of soil macroinvertebrates (earthworms, millipedes, and isopods) in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 16(4), 629-636.
- Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual review of entomology*, 63, 31-45.
- Sünnemann, M., Siebert, J., Reitz, T., Schädler, M., Yin, R. y Eisenhauer, N. (2021). Combined effects of land-use type and climate change on soil microbial activity and invertebrate decomposer activity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 318, 107490.

- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., y Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Sylvain, Z. A., Wall, D. H., Cherwin, K. L., Peters, D. P., Reichmann, L. G. y Sala, O. E. (2014). Soil animal responses to moisture availability are largely scale, not ecosystem dependent: insight from a cross-site study. *Global Change Biology*, 20(8), 2631-2643.
- Tao, S., Chave, J., Frison, P. L., Le Toan, T., Ciais, P., Fang, J., ... y Saatchi, S. (2022). Increasing and widespread vulnerability of intact tropical rainforests to repeated droughts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(37), e2116626119.
- Thakur, M. P., Reich, P. B., Hobbie, S. E., Stefanski, A., Rich, R., Rice, K. E., ... y Eisenhauer, N. (2018). Reduced feeding activity of soil detritivores under warmer and drier conditions. *Nature climate change*, 8(1), 75-78.
- Tuomisto, H., Poulsen, A. D., Ruokolainen, K., Moran, R. C., Quintana, C., Celi, J., & Cañas, G. (2003). Linking floristic patterns with soil heterogeneity and satellite imagery in Ecuadorian Amazonia. *Ecological applications*, 13(2), 352-371.
- Valdez, J. W. (2020). Arthropods as vertebrate predators: A review of global patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 29(10), 1691-1703.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., ... y Balslev, H. (2004). Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of ecology*, 92(2), 214-229.
- Vestergård, M., Dyrnum, K., Michelsen, A., Damgaard, C. y Holmstrup, M. (2015). Long-term multifactorial climate change impacts on mesofaunal biomass and nitrogen content. *Applied Soil Ecology*, 92, 54-63.
- Waagner, D., Bayley, M. y Holmstrup, M. (2011). Recovery of reproduction after drought in the soil living *Folsomia candida* (Collembola). *Soil Biology and Biochemistry*, 43(3), 690-692.
- Wall, D. H., Bradford, M. A., John, M. G., Trofymow, J. A., Behan-Pelletier, V., Bignell, D. E., ... y Zou, X. (2008). Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate dependent. *Global Change Biology*, 14(11), 2661-2677.
- Walter, D. E. y Proctor, H. C. (2013). *Mites: Ecology, evolution & behaviour*. Springer, Dordrecht.
- Wan, S., Norby, R. J., Ledford, J. y Weltzin, J. F. (2007). Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13(11), 2411-2424.
- Wardle, D.A., (2002). *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton University Press.

- Williamson, D. F., Parker, R. A., y Kendrick, J. S. (1989). The box plot: a simple visual method to interpret data. *Annals of internal medicine*, 110(11), 916-921.
- Wilson, E. O. y Hölldobler, B. (2005). Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(38), 13367-13371.
- Yin, R., Eisenhauer, N., Schmidt, A., Gruss, I., Purahong, W., Siebert, J. y Schädler, M. (2019). Climate change does not alter land-use effects on soil fauna communities. *Applied Soil Ecology*, 140, 1-10.
- Yin, R., Siebert, J., Eisenhauer, N. y Schädler, M. (2020). Climate change and intensive land use reduce soil animal biomass via dissimilar pathways. *eLife*, 9, e54749.
- Young, F. W. (1970). Nonmetric multidimensional scaling: Recovery of metric information. *Psychometrika*, 35(4), 455-473.
- Zhu, C. y Yu, J. (2009). Nonmetric multidimensional scaling corrects for population structure in association mapping with different sample types. *Genetics*, 182(3), 875-888.
- Zuquim, G., Costa, F. R., Tuomisto, H., Moulatlet, G. M., y Figueiredo, F. O. (2020). The importance of soils in predicting the future of plant habitat suitability in a tropical forest. *Plant and Soil*, 450(1), 151-170.

9. FIGURAS

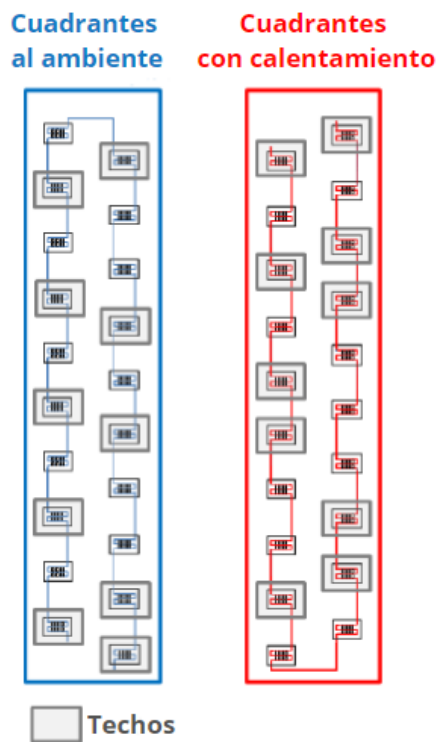


Figura 1. Diseño experimental. Se indican 20 cuadrantes al ambiente (10 control a temperatura ambiente, 10 a temperatura ambiente + sequía) y 20 cuadrantes de calentamiento (10 con un aumento de temperatura (+3°C), 10 con aumento de temperatura + sequía).

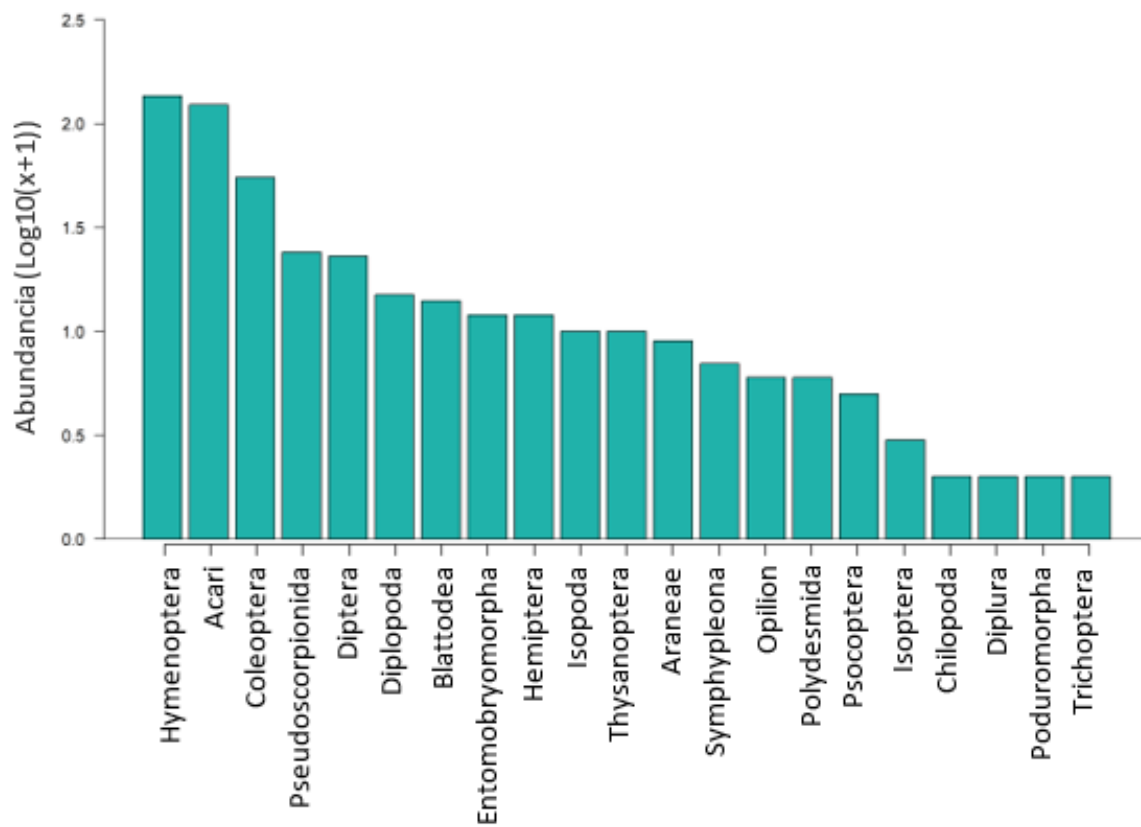


Figura 2. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica de Yasuní a nivel de orden.

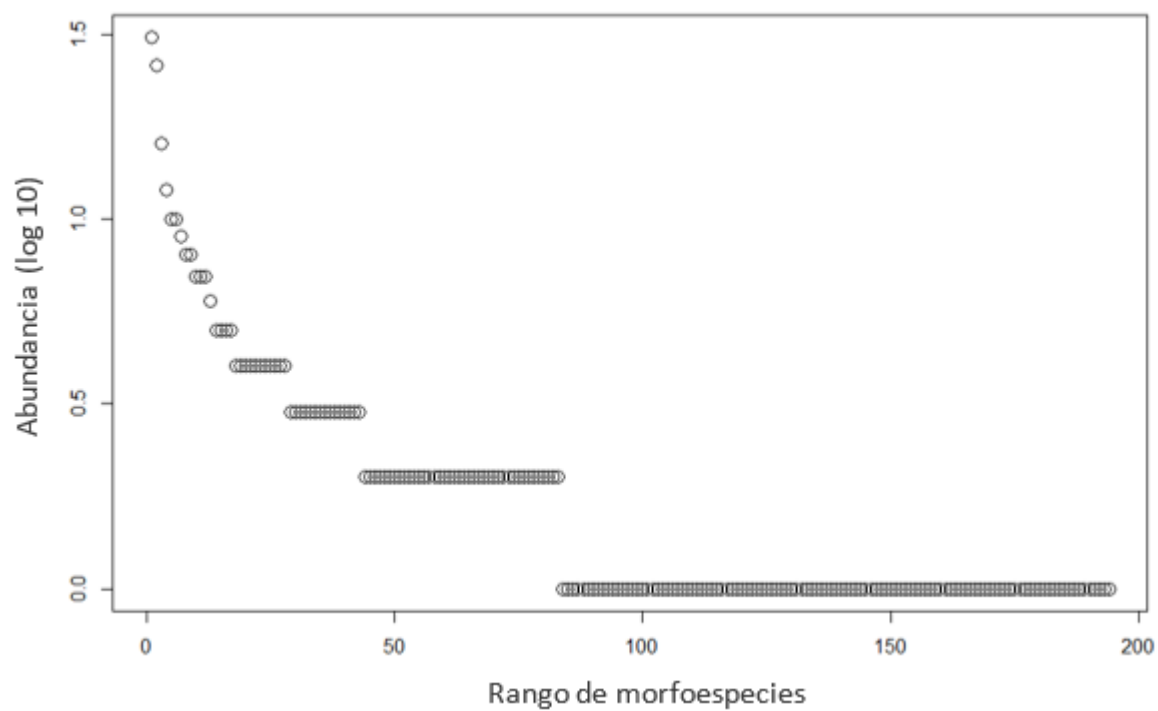


Figura 3. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica de Yasuní a nivel de morfoespecies.

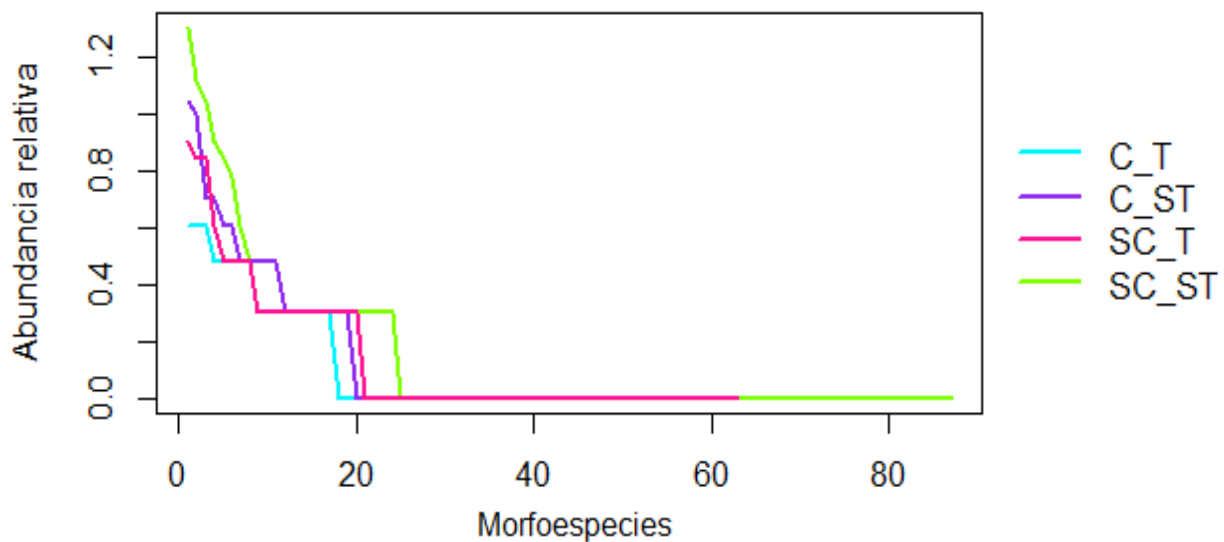


Figura 4. Gráfico de rango-abundancia de la fauna edáfica en función de los tratamientos. Se muestra la variación en la abundancia relativa de morfoespecies acorde al tratamiento al que fueron expuestas. Abreviaturas: C_T, calentamiento + sequía; C_ST, calentamiento; SC_T, sequía; SC_ST, control.

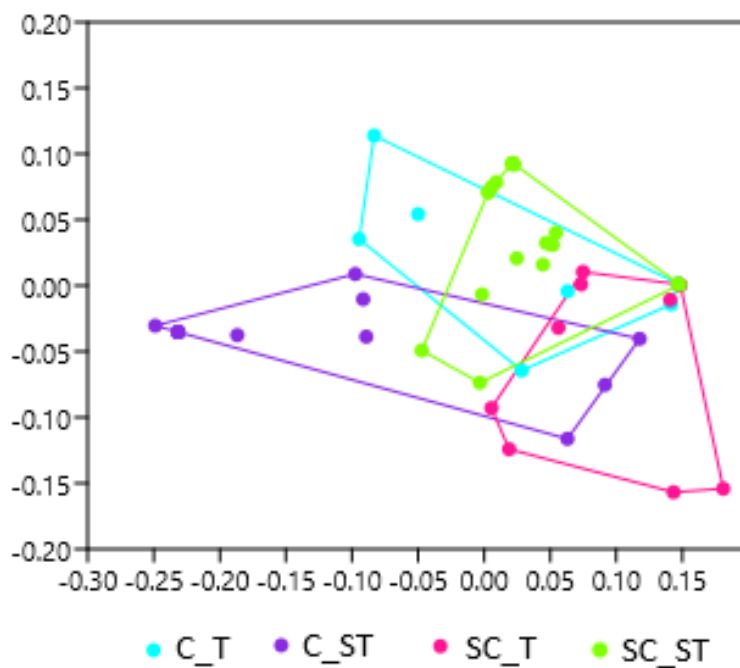


Figura 5. Gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de comunidades edáficas del Yasuní. Se representan las morfoespecies identificadas en el estudio (presencia/ausencia) respecto a los tratamientos aplicados. Abreviaturas: C_T, calentamiento + sequía; C_ST, calentamiento; SC_T, sequía; SC_ST, control.

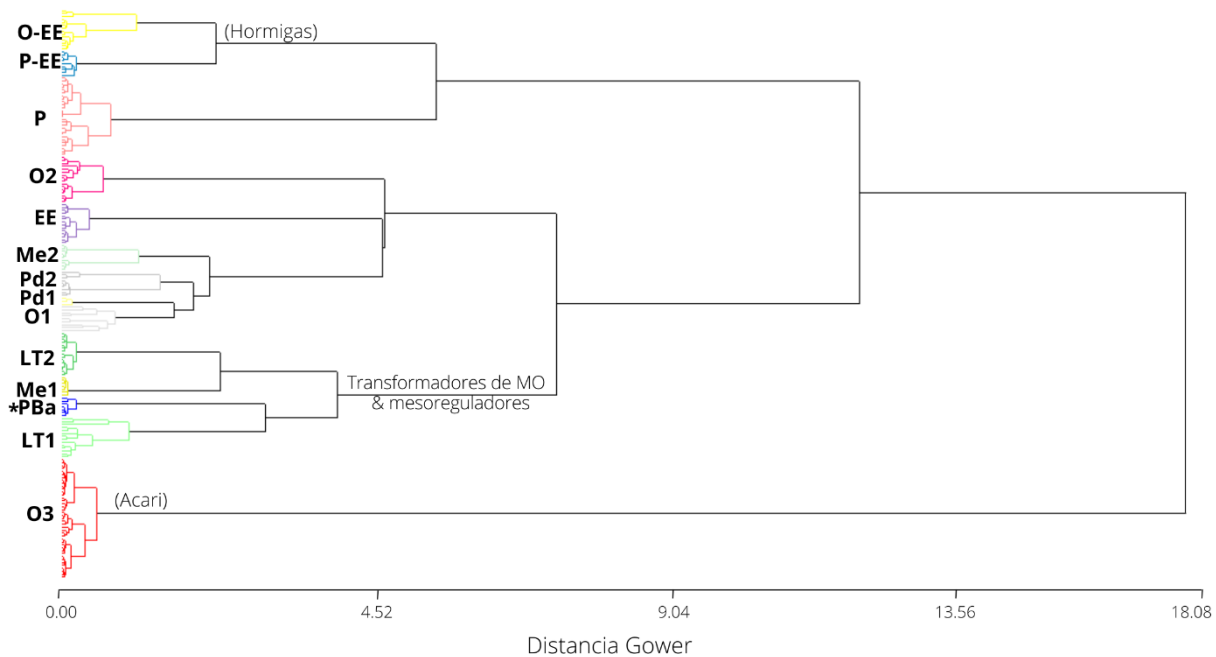


Figura 6. Análisis de conglomerados con la agrupación funcional de las comunidades edáficas. Método de agrupamiento de Ward con distancia de Gower. Abreviaturas: LT, transformadores de materia orgánica; Me, mesoreguladores; Pd, pestes; EE, ingenieros del ecosistema; P, depredadores; O, omnívoros; PBa, parasitoides y agentes de biocontrol conformado por microavispa (*) (Anexo 5).

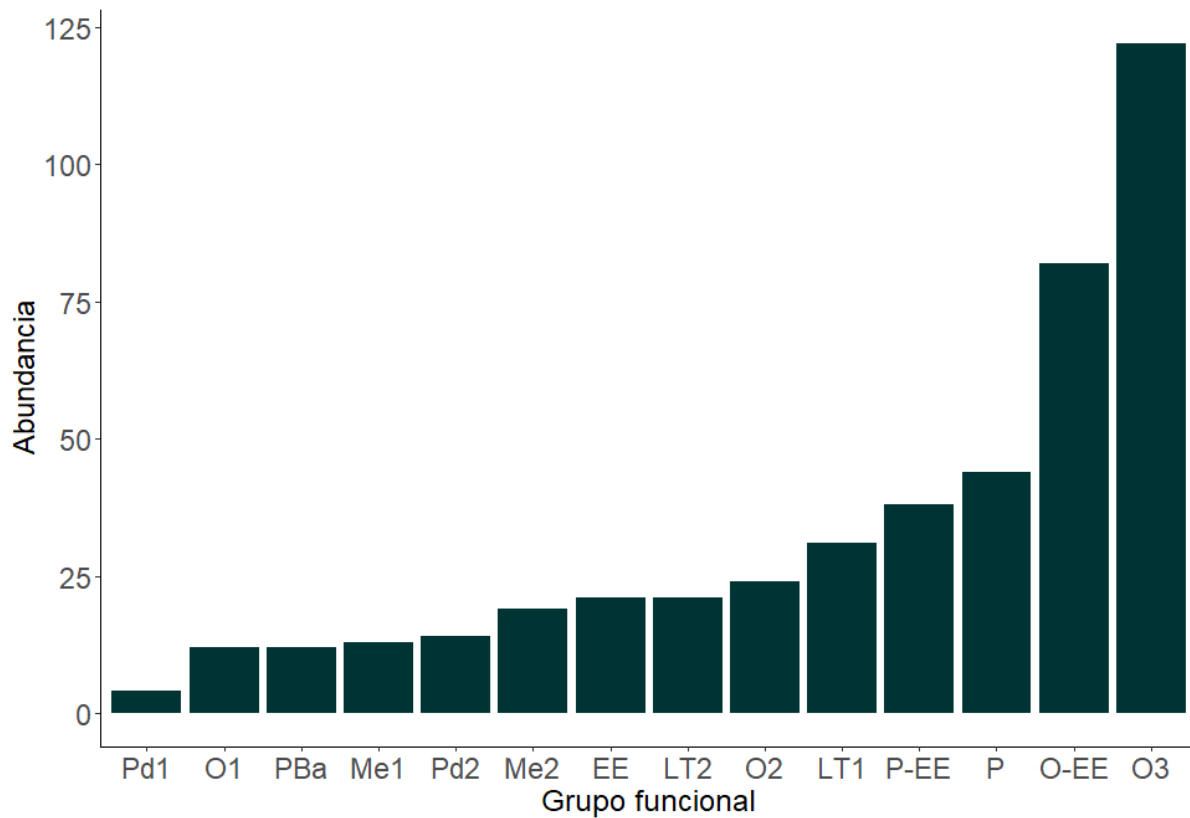


Figura 7. Distribución de la abundancia por grupo funcional. Abreviaturas: LT, transformadores de materia orgánica; Me, mesoreguladores; Pd, pestes; EE, ingenieros del ecosistema; P, depredadores; O, omnívoros; PBa, parasitoides y agentes de biocontrol.

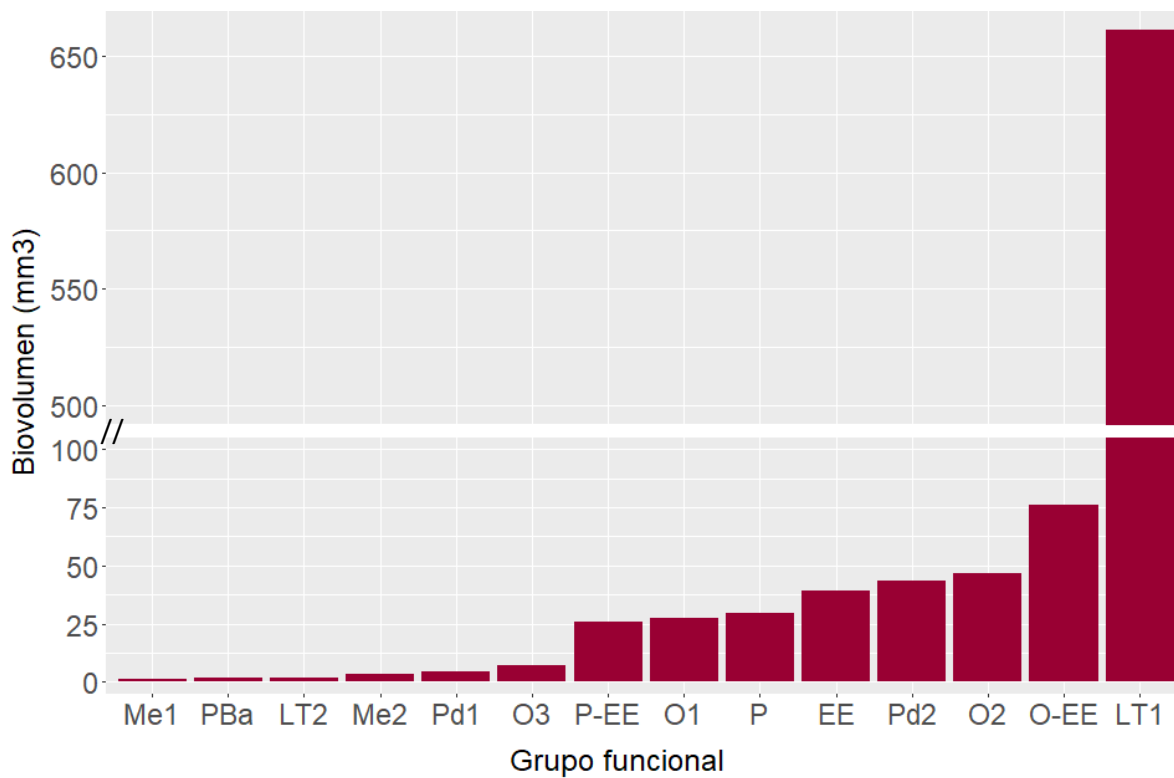


Figura 8. Acumulación de biovolumen por grupo funcional. Abreviaturas: LT, transformadores de materia orgánica; Me, mesoreguladores; Pd, pestes; EE, ingenieros del ecosistema; P, depredadores; O, omnívoros; PBa, parasitoides y agentes de biocontrol.

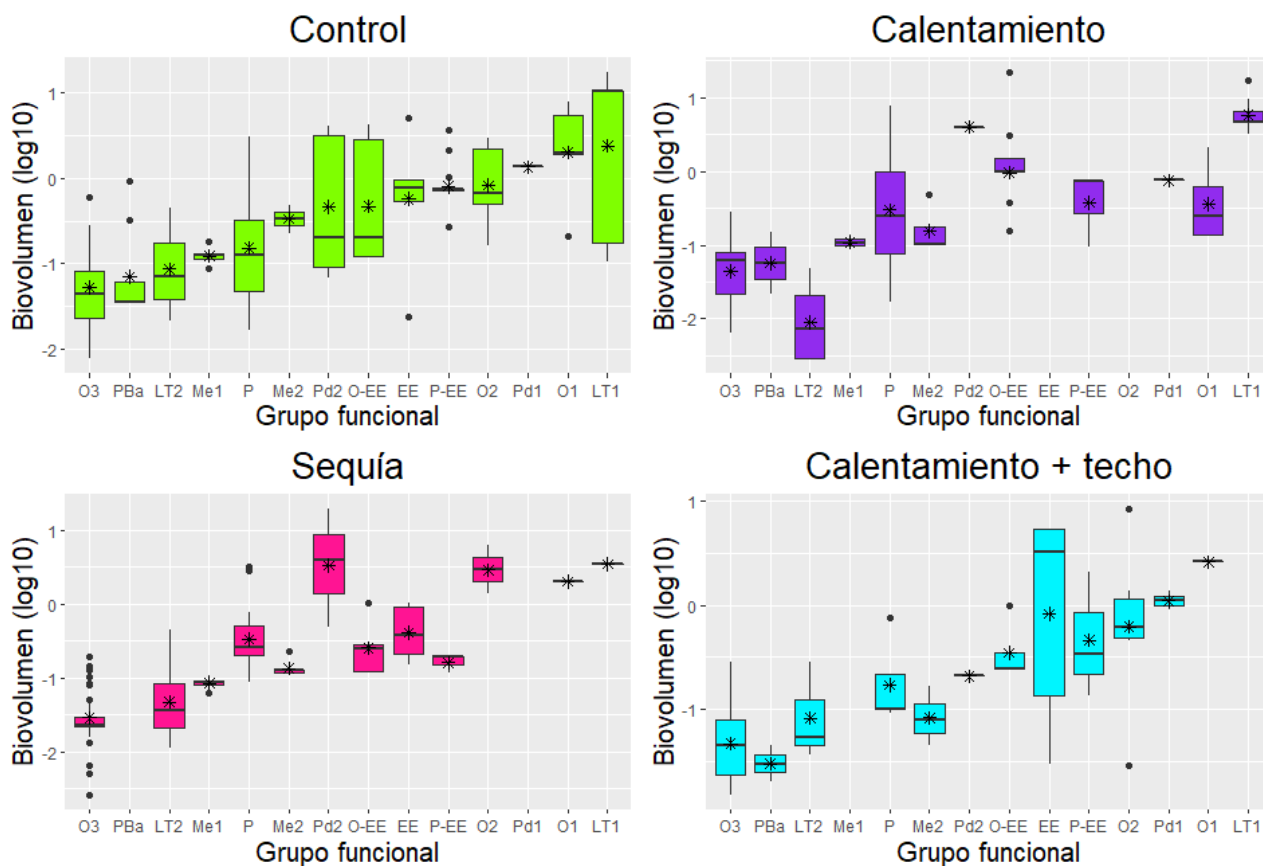


Figura 9. Diagramas de caja y bigotes del biovolumen de grupos funcionales por tratamiento. Los gráficos se presentan con datos transformados en logaritmo, aquellos que se encuentran vacíos indican ausencia del grupo funcional. Abreviaturas: LT, transformadores de materia orgánica; Me, mesoreguladores; Pd, pestes; EE, ingenieros del ecosistema; P, depredadores; O, omnívoros; PBa, parasitoides y agentes de biocontrol.

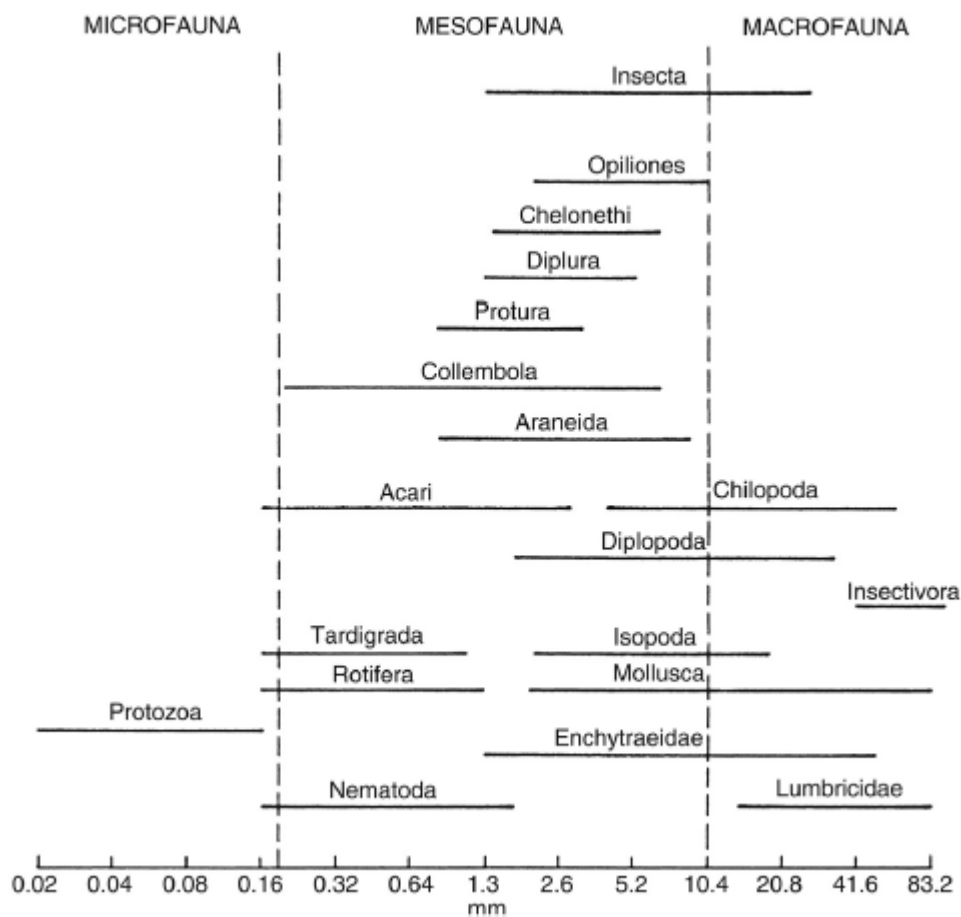
10. TABLAS

Tabla 1. Valores de R para cada tratamiento obtenidos en el análisis multivariado de similitud (ANOSIM). Los valores de R más bajos se presentan coloreados ($0,25 < R < 0,5$).

Tratamientos	Valor de R
C_T + C_ST	0,5679
C_T + SC_T	0,3297
C_T + SC_ST	0,4431
C_ST + SC_T	0,6374
C_ST + SC_ST	0,6968
SC_T + SC_ST	0,508

11. ANEXOS

Anexo 1. Clasificación general de la fauna edáfica por su tamaño corporal.



Fuente: Coleman, D. C., Callaham, M. y Crossley Jr, D. A. (2018). *Fundamentals of soil ecology* (3ª ed.). Academic press.

Anexo 2. Asignación de grupos funcionales respecto a sus hábitos alimenticios. Se muestran los números acorde al grupo funcional utilizados durante todo el análisis de datos.

Número	Grupo funcional
2	Herbívoros
3	Ingenieros de ecosistemas
4	Transformadores de materia orgánica
5	Descomponedores
6	Depredadores
7	Microrreguladores
9	Plagas y enfermedades transmitidas por el suelo
11	Mesorreguladores
12	Macro y megarreguladores
13	Parasitoides y agentes de control biológico

Fuentes: Cárdenas, R. E., Donoso, D. A., Argoti, A. y Dangles, O. (2017). *Functional consequences of realistic extinction scenarios in A mazonian soil food webs. Ecosphere*, 8(2), e01692; Moreira, F. M., Huisling, E.J. y Bignell, D.E. (2008). *A handbook of tropical soil biology. Sampling and characterization of below-ground biodiversity. Earthscan.*

Anexo 3. Datos de abundancia global a nivel de orden. Se muestra el número de individuos encontrados por orden, con una abundancia total de 457 individuos.

Orden	Abundancia
Hymenoptera	135
Acari	122
Coleoptera	54
Pseudoscorpionida	23
Diptera	22
Diplopoda	14
Blattodea	13
Entomobryomorpha	11
Hemiptera	11
Isopoda	9
Thysanoptera	9
Araneae	8
Symphyleona	6
Opilion	5
Polydesmida	5
Psocoptera	4
Isoptera	2
Chilipoda	1
Diplura	1
Poduromorpha	1
Trichoptera	1

Anexo 4. Datos de abundancia global a nivel de morfoespecie. Se muestra el número de individuos de cada morfoespecie (194 en total), ordenados de mayor a menor abundancia.

Morfoespecie	Abundancia
<i>Solenopsis_sp1</i>	31
Acari_sp19	26
<i>Octostruma_sp1</i>	16
<i>Nylanderia_sp1</i>	12
<i>H. distinguenda</i>	10
<i>Paratrechina_sp3</i>	10
Acari_sp26	9
Acari_sp32	8
Acari_sp35	8
<i>Azteca_sp2</i>	7
Blattidae_sp2	7
Oxytelinae_sp15	7
Mymaridae_sp8	6
Acari_sp64	5
Cecidomyiidae_sp10	5
Nitidulidae_sp5	5
<i>Pheidole_sp3</i>	5
Acari_sp16	4
Acari_sp2	4
Acari_sp24	4
Acari_sp73	4
Isopoda_sp7	4
<i>Pheidole_sp15</i>	4
Pseudoscorpionida_sp4	4
Pseudoscorpionida_sp6	4
Pseudoscorpionida_sp8	4
Ptiliidae_sp3	4
<i>Strumigenys_sp2</i>	4
Acari_sp1	3
Acari_sp18	3
Acari_sp27	3
Acari_sp69	3
<i>Azteca_sp3</i>	3
Blattodea_ninfa_sp3	3
Cecidomyiidae_sp8	3
Diplopoda_sp5	3
Isopoda_sp1	3
Phlaeothripidae_sp14	3

Pleidae_sp3	3
Pseudoscorpionida_sp10	3
Pseudoscorpionida_sp5	3
Psocoptera_sp1	3
Ptiliidae_sp5	3
Acari_sp11	2
Acari_sp13	2
Acari_sp14	2
Acari_sp22	2
Acari_sp33	2
Acari_sp37	2
Acari_sp49	2
Acari_sp61	2
Acari_sp70	2
Acari_sp72	2
<i>Anaedus</i> _sp1	2
Chironomidae_larva_sp2	2
Chironomidae_larva_sp3	2
Diplopoda_sp12	2
Diplopoda_sp21	2
Entomobryomorpha_I_sp2	2
Entomobryomorpha_sp34	2
Hemiptera_ninfa_sp9	2
Isoptera_sp6	2
Opilion_sp2	2
Opilion_sp9	2
Oxytelinae_sp1	2
Oxytelinae_sp8	2
<i>Paratrechina</i> _sp1	2
<i>Pheidole</i> _sp2	2
Phlaeothripidae_sp7	2
Phlaeothripidae_sp8	2
Polydesmida_sp1	2
Polydesmida_sp4	2
Pselaphinae_sp11	2
Pseudoscorpionida_sp9	2
Ptiliidae_sp2	2
<i>G. regularis</i>	2
<i>Rogeria</i> _sp2	2
Scolytinae_sp10	2
<i>Sericomyrmex</i> _sp1	2
Staphylinidae_larva_sp7	2
<i>Strumigenys</i> _sp9	2
Symphyleona_sp18	2
Symphyleona_sp21	2

Acari_sp12	1
Acari_sp15	1
Acari_sp23	1
Acari_sp29	1
Acari_sp38	1
Acari_sp45	1
Acari_sp56	1
Acari_sp58	1
Acari_sp65	1
Acari_sp66	1
Acari_sp67	1
Acari_sp68	1
Acari_sp71	1
Acari_sp74	1
Acari_sp75	1
Acari_sp77	1
Acari_sp8	1
Acari_sp9	1
<i>Anaedus_sp2</i>	1
Anthocoridae_sp1	1
Araneae_sp10	1
Araneae_sp36	1
Araneae_sp58	1
Araneae_sp60	1
Araneae_sp61	1
<i>W. auropunctata</i>	1
Blattodea_ninfa_sp2	1
Blattodea_ninfa_sp4	1
Blattodea_ninfa_sp5	1
<i>Canthon_sp3</i>	1
Cecidomyiidae_sp3	1
Cecidomyiidae_sp9	1
Ceratopogonidae_larva_sp16	1
Ceratopogonidae_larva_sp18	1
Ceratopogonidae_larva_sp2	1
Ceratopogonidae_larva_sp20	1
Ceratopogonidae_sp3	1
Chilopoda_sp5	1
Cicadellidae_sp20	1
Coleoptera_larva_sp36	1
Coleoptera_larva_sp51	1
Coleoptera_larva_sp52	1
<i>Crematogaster_sp1</i>	1
<i>Crematogaster_sp2</i>	1
Cybaeidae_1	1

<i>Cyphomyrmex</i> _sp1	1
Diplopoda_sp1	1
Diplopoda_sp14	1
Diplopoda_sp15	1
Diplopoda_sp2	1
Diplopoda_sp24	1
Diplopoda_sp25	1
Diplopoda_sp7	1
Diplura_sp6	1
Diptera_larva58	1
Diptera_sp4	1
<i>Discothyrea</i> _sp2	1
Entomobryomorpha	1
Entomobryomorpha_sp18	1
Entomobryomorpha_sp19	1
Entomobryomorpha_sp33	1
Entomobryomorpha_sp35	1
Entomobryomorpha_sp36	1
Entomobryomorpha_sp6	1
Hemiptera_ninfa_sp1	1
Hemiptera_ninfa_sp7	1
Hemiptera_ninfa_sp8	1
<i>Hypoponera</i> _sp3	1
Isopoda_sp5	1
Isopoda_sp6	1
Melyridae_sp1	1
Mymaridae_sp10	1
Mymaridae_sp11	1
Mymaridae_sp7	1
Mymaridae_sp9	1
Myrmicinae_sp12	1
Nitidulidae_sp7	1
Nitidulidae_sp8	1
Opilion_sp14	1
Oxytelinae_sp13	1
Phalacridae_sp4	1
Phlaeothripidae_sp18	1
Phlaeothripidae_sp4	1
Platygastridae_sp10	1
Platygastridae_sp11	1
Poduromorpha_sp12	1
Polydesmida_5	1
Pseudoscorpionida_sp1	1
Pseudoscorpionida_sp11	1
Pseudoscorpionida_sp7	1

Psocoptera_ninfa_sp2	1
Ptiliidae_sp1	1
Ptiliidae_sp9	1
Reduviidae_ninfa_sp4	1
<i>Rogeria</i> _sp1	1
Salticidae_sp5	1
Salticidae_sp7	1
Scarabeidae_larva_sp1	1
Scarabeidae_larva_sp3	1
Scolytinae_sp2	1
Scolytinae_sp6	1
Scydmaeninae_sp1	1
Scydmaeninae_sp2	1
Sminthuridae_sp3	1
Staphylinidae_larva_sp10	1
Staphylinidae_larva_sp11	1
Staphylinidae_larva_sp9	1
<i>Strumigenys</i> _sp10	1
Symphyleona_sp4	1
Tephritidae_sp1	1
Trichoptera_larva_sp6	1

Anexo 5. Especificaciones del análisis de conglomerados. Se muestra el número del conglomerado con las morfoespecies que lo conforman, su asignación en el gráfico acorde al grupo funcional y el rango de tamaño promedio.

n.º	Morfoespecies	Nombre del conglomerado	Código	Grupo funcional	Tamaño promedio (largo en mm)	Especificaciones
1	Acari	Acari	O3	4,6,11	0,125-0,9	Se alimentan de materia orgánica en descomposición y microflora (bacteria y hongos). Algunos depredadores de micro y mesofauna.
2	Mymaridae, Platygasteridae	Avispas parasitoides	PBa	13	0,18-0,8	Avispas diminutas, parasitan huevos (endoparasitoides)
3	Scolytinae	Scolytinae (Pestes escarabajo)	Pd1	3,4,9,11	0,92-2,48	En su mayoría son pestes de árboles- cultivan hongos en ellos
4	Scarabeidae, Anaedus, Blattidae, Blattidae (ninfa), <i>Canthon</i> , Oxytelinae	Transformadores de materia orgánica 1	LT1	3,4	0,42-8,5	Miembros en su mayoría coprófagos, de gran importancia para el movimiento y uso del excremento, también se incluyen omnívoros (cucarachas)
5	Anthocoridae, Chironomidae (larva), <i>Cyphomyrmex</i> , Melyridae, Phalacridae, <i>Sericomyrmex</i> , Tephritidae, Trichoptera (larva)	Omnívoros 1 (pequeños)	O1	2,3,4,6,11,13	0,26-1,83	Todos los miembros tienen dietas y hábitos variados, se incluyen fitófagos, micófagos, polífagos, otros incluso se alimentan de polen, restos animales, etc.
6	Araneae, Ceratopogonidae_larva, Chilopoda, Cybaeidae, Pleidae, Pselaphinae, Pseudoscorpionida, Reduviidae, Salticidae, Scydmaeninae	Depredadores	P	6	0,16-1,13	Todos los miembros son depredadores, se incluyen arañas, chiches, escarabajos depredadores, pseudoscorpiones
7	<i>Discothyrea</i> , <i>Gnamptogenys</i> , <i>Hypoconera</i> , <i>Octostruma</i> , <i>Strumigenys</i> , <i>Wasmannia</i>	Hormigas depredadoras, ingenieras del ecosistema	P-EE	3,6	0,3-1,94	Incluyen depredadores de huevos, pequeños artrópodos o depredadores generalistas

8	<i>Azteca, Crematogaster, Myrmicinae, Nylanderia, Paratrechina, Pheidole, Rogeria, Solenopsis</i>	Hormigas omnívoras, ingenieras del ecosistema	O-EE	2,3,6,11	0,3-2,02	Incluyen omnívoras generalistas y omnívoras hipogeas (bajo tierra)
9	Cecidomyiidae, Phlaeothripidae	Pestes+mesoreguladores herbívoros	Me2	2,6,9,11	0,22-0,46	Incluyen fungívoros (Cecidomyiidae) también en Phlaeothripidae que es un grupo diverso, algunos son pestes
10	Ceratopogonidae, Cicadellidae, Hemiptera, Nitidulidae	Pestes 2 (más grandes)	Pd2	2,4,9,12	0,27-3,13	Se alimentan directamente de plantas o pueden transmitirles enfermedades
11	Coleoptera, Diplura, Diptera (larva), Isopoda, Opilion, Staphylinidae (larva)	Omnívoros 2 (más grandes)	O2	2,4,6,11	0,2-2,2	Omnívoros, hábitos generalistas y llegan a tener mayor tamaño
12	Diplopoda, Isoptera, Polydesmida	Ingenieros del ecosistema (omnívoros)	EE	2,3,4,11	0,2-0,99	Detritívoros, herbívoros
13	Diptera, Ptiliidae, Poduromorpha	Mesoreguladores	Me1	11	0,27-0,49	Micófagos, también se alimentan de microorganismos (microbivoría)
14	Entomobryomorpha, Psocoptera, Psocoptera (ninfa), Sminthuridae, Symphypleona	Mesoreguladores, transformadores de materia orgánica 2	LT2	4,11	0,1-0,46	Algunos ingenieros del ecosistema. Se alimentan de microorganismos, hongos.

