

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Efecto del espeleoturismo sobre la composición de especies de  
invertebrados en cuevas de la provincia del Napo, Ecuador**

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

**FRANCISCO SEBASTIÁN ROMERO BALSECA**

**Quito, 2020**

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del Sr. Francisco Sebastián Romero Balseca ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M. Sc. Santiago F. Burneo  
Director de la Disertación  
Quito, 15 de mayo de 2020

**DEDICATORIA**

*A mi familia,  
Por su apoyo incondicional.  
A mi abuelito Eto,  
que está orgulloso de mí en el cielo.  
A mis amigos,  
Por haber estado en los momentos de alegría y tristeza.  
A Dios,  
Por haberme enseñado a amar la vida.*

## AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por la educación y el financiamiento para este proyecto.

A Santiago Burneo, por darme la oportunidad de fascinarme, aprender y estudiar el mundo de las cuevas.

A Álvaro Barragán, por haber compartido conmigo su conocimiento sobre invertebrados producto de su experiencia, el cual fue fundamental para la culminación de este trabajo.

A Catalina Quintana y Renato Valencia, por haber sido los primeros en involucrarme en la investigación científica cuando empecé la carrera.

A todo el equipo cuevas, Anuchis, Daya y Carlita, por todos los buenos momentos en las salidas de campo y ayudarnos entre todos.

A todo el Museo de Zoología sección Invertebrados por haberme acogido y haberme tomado en cuenta como parte del mismo. Gracias por toda la ayuda y la calidez durante estos años. En especial quiero agradecer a Rodrigo Barrera y Rafael Cárdenas por su asesoramiento técnico.

A mis papás, Juan y Gaby, por toda la paciencia, enseñanzas y sacrificios que han hecho por mí. Les prometo que no los defraudaré.

A mis hermanos, Beban y Rodri, por haber sido mi motivación para levantarme todos los días y ser un mejor hijo, hermano, profesional y sobre todo ser humano.

A mis amigos, a los que están cerca y los que están lejos, porque han estado presentes y de alguna forma han dejado una huella en mi vida. Me gustaría mencionarlos a todos pero faltaría papel para escribir tantos nombres. En especial quiero agradecer a Katherine Rosales, Galilea Orellana, María José Quiroz, Carla Rodríguez, Kirstynn Joseph y Beatrice Husebø por su colaboración.

A la gente del campo, en especial al pueblo Kichwa de la Amazonía, por su sencillez, generosidad y ayuda desinteresada. Ustedes son los verdaderos autores de este trabajo.

En fin, reciban todas las personas, desde las más humildes hasta las más rebeldes, mi más profunda admiración, respeto y cariño. No los cambiaría por nada.

## ÍNDICE

1. Resumen .....	1
2. Abstract.....	2
3. Introducción .....	3
3.1. Cuevas en el Ecuador .....	3
3.2. Biodiversidad.....	6
3.3. Fauna, ecosistema y ambiente subterráneo .....	9
3.4. Espeleoturismo y su impacto sobre las cuevas.....	11
Objetivo general .....	15
Objetivos específicos .....	15
4. Materiales y Métodos.....	16
4.1. Diversidad de invertebrados de las cuevas de la provincia del Napo .....	18
4.2. Nivel de intensidad del espeleoturismo .....	21
4.3. Diferencias entre las comunidades de invertebrados de las cuevas .....	22
5. Resultados y Discusión.....	24
5.1. Diversidad de invertebrados de las cuevas de la provincia del Napo .....	24
5.2. Nivel de intensidad del espeleoturismo .....	31
5.3. Diferencias entre las comunidades de invertebrados de las cuevas .....	35
6. Conclusiones y Recomendaciones.....	41
7. Referencias bibliográficas.....	43
8. Anexos.....	60

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esquema del proceso de formación de las cuevas. ....	4
Figura 2. Ubicación de las cuevas estudiadas en la provincia del Napo. ....	18
Figura 3. Posibles invertebrados troglóbios recolectados en las cuevas de la provincia del Napo.....	26
Figura 4. Curva tradicional de acumulación de especies. ....	29
Figura 5. Gráfico de NMDS según el índice de Simpson. ....	37

**ÍNDICE DE TABLAS**

Tabla 1.	Abundancia y riqueza de especies de los invertebrados recolectados en las cuevas estudiadas. ....	24
Tabla 2.	Resultados del ANOSIM entre las comunidades de invertebrados utilizando el índice de Simpson. ....	32
Tabla 3.	Solapamiento entre las comunidades utilizando el índice de Morisita-Horn. ....	39
Tabla 4.	Resultados del SIMPER utilizando el índice de Bray-Curtis. ....	38
Tabla 5.	Especies compartidas entre las comunidades utilizando el índice de Jaccard. ....	40

**ÍNDICE DE ANEXOS**

Anexo 1. Glosario.....	60
Anexo 2. Características físicas de las cuevas estudiadas. ....	62

## 1. RESUMEN

En el Ecuador existe una gran cantidad de cuevas, sobre todo al este de la Cordillera de Los Andes. En la provincia del Napo se utilizan por lo menos 35 cuevas para el turismo y son un ingreso económico importante para las comunidades locales. No obstante, el conocimiento acerca de su fauna es escaso y disperso. El objetivo de este estudio es determinar si existen diferencias entre las comunidades de invertebrados que habitan cuevas con diferentes niveles de espeleoturismo. Se realizaron salidas preliminares desde octubre del 2016 hasta junio del 2017 para conocer la diversidad de invertebrados. Posteriormente se clasificaron las cuevas en función de la intensidad del turismo y se tomaron datos cuantitativos de riqueza y abundancia en los meses de octubre, noviembre y diciembre del 2017, utilizando trampas *pitfall* en tres cuevas de la provincia del Napo: Templo de Ceremonia, El Togle y Mayanchi. Se recolectaron 3004 individuos pertenecientes a 55 morfoespecies, de las cuáles seis posiblemente son troglobios, sin embargo, las cuevas no pueden considerarse *hot-spots* de biodiversidad subterránea. Los resultados de análisis de similitud indican que no existen diferencias significativas entre las cuevas por lo tanto el efecto del turismo es bajo, seguramente porque los invertebrados se refugian en fisuras y oquedades a las que los turistas no tienen acceso. El análisis de escalamiento multidimensional e índice de Morisita-Horn, revelan que existen diferencias en la estructura de las comunidades, que podrían deberse a las diferencias en frecuencia e intensidad de las inundaciones de los ríos que atraviesan las cuevas, diversidad de murciélagos, la cantidad de guano disponible y la presencia de barreras geográficas entre las cuevas. Esta investigación provee una línea de base para la caracterización de la comunidad de invertebrados de las cuevas del Napo y destaca la necesidad de seguir muestreando la comunidad de invertebrados de las cuevas para encontrar nuevas especies y constatar el estado de conservación de las cuevas a largo plazo, y apoyar con la capacitación de guías y dueños de las propiedades para que manejen el turismo en las cuevas de manera sostenible y responsable.

**Palabras clave:** disturbio humano, impacto, Amazonía, fauna subterránea, ecología

## 2. ABSTRACT

In Ecuador there is a large number of caves, especially east of the Andean Mountains. In the province of Napo at least 35 caves are used for tourism and are an important source of income for local communities. However, knowledge about their fauna is scarce and dispersed. The objective of this study is to determine if there are differences among invertebrate communities that inhabit caves with different levels of speleotourism. Preliminary field trips were made from October 2016 to June 2017 to learn about the diversity of invertebrates. Subsequently, the caves were classified according to the intensity of tourism, and quantitative data of richness and abundance of species was taken in the months of October, November and December of 2017, using pitfall traps in three caves of the Napo province: Templo de Ceremonia, El Toglo and Mayanchi. 3004 individuals belonging to 55 morphospecies were collected, of which six are possibly troglobites. However, the caves cannot be considered subterranean biodiversity hot-spots. The results of the similarity analysis indicate that there are no significant differences between the caves. This demonstrates that the effect of tourism is low, likely because the invertebrates take refuge in cracks and holes to which tourists have no access. The non-metric multidimensional scaling and the Morisita-Horn index revealed differences in community structure that could be due to: the differences in frequency and intensity of flooding of the rivers that cross the caves, bat diversity, the amount of guano available and presence of geographical barriers between the caves. This study provides a baseline for the characterization of the invertebrate community of the Napo caves and highlights the need to continue sampling the invertebrate community in order to find new species, verify the state of conservation of the caves in the long term, and support the training of guides and land-owners to manage cave tourism in a sustainable and responsible manner.

**Keywords:** human disturbance, impact, Amazon, subterranean fauna, ecology

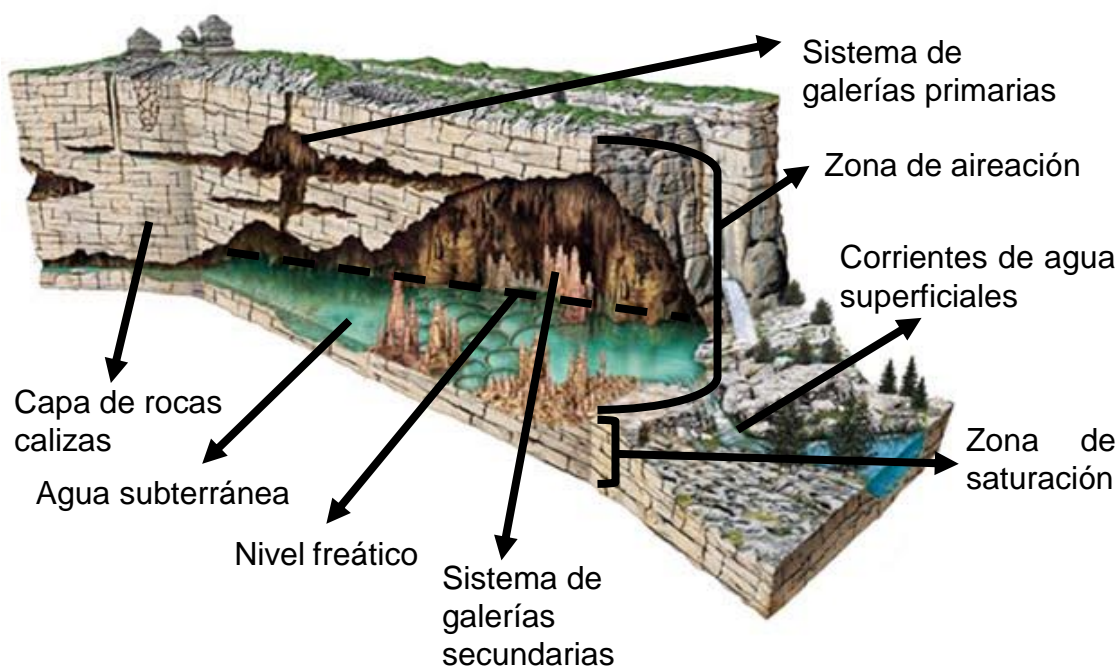
### 3. INTRODUCCIÓN

#### 3.1. CUEVAS EN EL ECUADOR

Geológicamente, las cuevas en el Ecuador pueden ser de tipo kársticas o pseudokársticas, siendo más comunes las primeras, con reportes en las provincias del Napo, Pastaza, Morona Santiago, Esmeraldas e Imbabura (Hubp, 2011; Constantin, Toulkeridis, Moldovan, Villacís y Addison, 2019). Las cuevas de la provincia del Napo tienen ciertas características en común: se encuentran en la Formación Napo que tiene aproximadamente 100 millones de años de edad; pertenecen al período Cretácico; presentan alternancia entre capas de rocas calizas y lutitas que varían entre 20 y 80 centímetros de espesor y techos planos atribuidos a la disolución de la capa de calizas que se encuentran debajo de la capa de lutitas, la cual colapsa constantemente, contribuyendo al crecimiento vertical de la cueva (Hubp, 2011; Sánchez-Cortez y Ortega, 2015).

El proceso de formación de las cuevas de la provincia del Napo no es distinto al de cualquier otra cueva tipo kárstica. Comienza con la infiltración del agua subterránea a través de la zona de aireación, el cual entra en contacto con la capa de rocas calizas, compuesta por carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ), que se disuelve lentamente cuando entra en contacto con el agua, ampliando las fracturas hasta formar un sistema de galerías primarias (Palmer, 2012). Una vez que el agua alcanza el nivel freático se mueve a través de la zona de saturación hacia las corrientes de agua superficiales, formando un sistema de galerías horizontales o secundarias (Rojas y Paredes, 2013). Con el tiempo, el agua desciende hacia niveles freáticos más profundos, dejando cauces abandonados que se interconectan entre sí para formar el sistema de cuevas, el cual puede estar sujeto a derrumbes por su inestabilidad y depósitos rocosos en su interior de extrañas formas, conocidos como espeleotemas (como estalactitas y estalacmitas), las cuales se forman por la precipitación del dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) disuelto durante la infiltración del agua (Figura 1; Monroe, Wicander y Pozo, 2008). Probablemente las cuevas de la provincia del Napo cumplen un ciclo de vida corto, es decir, están experimentando un proceso de disolución agresivo en comparación con otros sitios en los que existen depósitos de calizas más grandes (como en zonas templadas) debido a las lluvias constantes durante todo el año y la gran cantidad de caudales

hídricos que acarrean agua con un alto contenido de dióxido de carbono (por su carga de materia orgánica) que entra a través las numerosas fracturas de las rocas calizas que afloran en la superficie, lo que explica el gran número de cuevas, sobre todo al este de las localidades del Tena y Archidona (Barragán et al., 2004; Sánchez-Cortez y Ortega, 2015).



**Figura 1. Esquema del proceso de formación de las cuevas.** Imagen tomada de Suárez (2012).

A pesar de que se han realizado varias expediciones a las cuevas en el Ecuador (sobre todo en la década de los 60 y 70s) la información disponible es limitada y no ha sido publicada oficialmente, sin embargo, la mayoría de las investigaciones se centran en su fauna asociada (Leleup y Leleup, 1967, 1968, 1976; Peck, 1984; Sánchez-Cortez y Ortega, 2015; Constantin et al., 2019). El primer reporte científico se publicó en 1860, registrando la presencia de aves conocidas como tayos (*Steatornis caripensis* Humboldt) formando grandes colonias en el interior de cueva de Los Tayos, localizada en la provincia de Morona Santiago (Sánchez-Cortez, 2017). En los años sesentas, J. Leleup y N. Leleup realizaron varias expediciones a las Islas Galápagos, donde descubrieron nuevas especies de invertebrados que sólo habitan tubos de lava, lo que atrajo la atención de varios

bioespeleólogos. Consecuentemente, el conocimiento generado es más completo en comparación con el resto del país (Leleup y Leleup, 1967, 1968, 1976). En el Ecuador continental, la cueva de Jumandy (situada en la provincia del Napo) fue la primera en ser explorada, a pesar de representar una dificultad considerable por encontrarse inmersa en la densa selva amazónica (Constantin et al., 2019). Uno de los primeros reportes científicos de interés fue el descubrimiento de un pez gato que inmediatamente se describiría como *Astroblepus pholeter* (Collette, 1962). En 1976, Stewart B. Peck tuvo la oportunidad de visitar la cueva de Jumandy, publicando una lista de especies de invertebrados a partir de especímenes recolectados enteros o pedazos de los mismos y observaciones personales (Peck, 1984). En esa misma época se harían otros descubrimientos en la cueva de Jumandy, como la coexistencia del pez gato acorazado *Chaetostoma microps* Günther con *A. pholeter* y una nueva especie de caracol de la familia Hydrobiidae, *Andesipyrgus sketi* (Sket, 1979; Hershler y Velkovrh, 1993).

Posteriormente, la investigación de las cuevas en el Ecuador continental permanecería abandonada durante décadas. Sin embargo, en los últimos años, se han publicado varios estudios de otras cuevas en la provincia del Napo, las cuales han propiciado nuevas investigaciones de la fauna asociada (Sánchez-Cortez, 2017). Entre los reportes de cuevas cercanas a la ciudad del Tena se encuentra el caso de depredación de la boa arcoíris (*Epicrates cenchria* Linnaeus) sobre el vampiro común (*Desmodus rotundus* Geoffroy) en la cueva El Toglo, y la observación del pez gato acorazado *Chaetostoma microps* escalando paredes en el interior de la Grieta Maria Juana (Hoese, Addison, Toulkeridis y Toomey, 2015; Martin-Solano, Toulkeridis, Addison y Pozo-Rivera, 2016). Además, Espinasa y colaboradores (2018) reunieron información desde 1962 hasta 2018 que demuestra la pérdida progresiva de las características típicas de un pez de cueva en *Astroblepus pholeter* y la adquisición simultánea de rasgos de otras especies (hibridación introgresiva).

Finalmente, se hicieron dos trabajos de disertación de pregrado por parte de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Ribadeneira, 2017; López, 2018). El primero se centra en la preferencia de refugio de los murciélagos que viven en los bosques que rodean las cuevas. A pesar de la gran cantidad de cuevas disponibles, menos de la mitad de especies de murciélagos las utilizan, lo que podría estar relacionado con la preferencia propia de cada especie (por ejemplo, *Peropteryx*

*macrotis* Wagner fue una especie común en el estudio y ha sido reportado que utiliza cuevas como refugios) y las cuevas albergan menos especies en su interior cuando ha habido un disturbio previo, como la cueva Templo de Ceremonia, la cual perdió casi todas las especies de murciélagos por un exterminio, sin un estudio previo sobre la diversidad dentro de la cueva, realizado por el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca en 2011, y solo han regresado dos especies altamente tolerantes a hábitats disturbados: *Lonchophylla robusta* Miller y *Peropteryx macrotis* (Genoud, Bonaccorso y Anends, 1990; Ribadeneira, 2017). El segundo estudio analiza las variables físicas que influyen en la selección de refugios por parte de los murciélagos y determina si el turismo tiene un efecto sobre dicha comunidad en las cuevas. Se concluyó que la humedad y la temperatura no son variables decisivas a la hora de escoger un refugio para los murciélagos del Neotrópico, mientras que el área de la cueva está estrechamente relacionada porque provee una mayor cantidad de microclimas disponibles (corroborado por los estudios de Brunet y Medellín, 2001; Torres-Flores, López-Wilchis y Soto-Castruita, 2012). Con respecto al turismo, no se encontró una diferencia marcada en la estructura de las comunidades entre cuevas turísticas y no turísticas; por lo tanto, el turismo en las cuevas no tiene un impacto sobre las comunidades de murciélagos (López, 2018). A partir de ambos trabajos se declararon los sistemas de cuevas Templo de Ceremonia, Aguayacu y Tamia Yura como AICOMs (áreas de importancia para la conservación para los murciélagos) y la cueva El Togado como SICOM (sitios de importancia para la conservación para los murciélagos).

### **3.2. BIODIVERSIDAD**

La biodiversidad o diversidad biológica se define como la variedad de la vida en la Tierra (Moreno, 2001). Se puede medir a distintos niveles, genético, de especies, ecosistemas y paisajes (Eriksson, Namkoong y Roberds, 1993). Asimismo, se puede medir a nivel de comunidad, que se define como un conjunto de poblaciones de diferentes especies que coexisten en un espacio geográfico y que interactúan entre sí mediante competencia, depredación, parasitismo o mutualismo y ocupan una posición en la cadena trófica (Begon, Colin, y Harper, 2006). Por ejemplo, en el ecosistema acuático de la cueva de Jumandy, el pez gato acorazado *Chaetostoma microps* ocupa un lugar en la cadena trófica porque se alimenta de microorganismos y algas que extrae raspando las rocas en los ríos

subterráneos (Lujan, Winemiller y Armbruster, 2012; Hoese, Addison, Toulkeridis y Toomey, 2015).

Los factores que caracterizan la estructura de una comunidad son: el número de especies (riqueza), el número de los individuos dentro de cada especie (abundancia relativa) y la capacidad de volver a su estado previo luego de un disturbio a través de cambios de la comunidad en el tiempo (sucesión ecológica) (Oosting y Hess, 1956; Begon et al., 2006). La ecología de comunidades es el estudio de la estructura, organización, funcionamiento, ensamble e interacciones de los organismos que conforman la comunidad, para lo que se utiliza frecuentemente la diversidad a distintos niveles (Smith y Smith, 2009).

Según Whittaker (1972) existen tres niveles para estimar la diversidad en las comunidades biológicas: la diversidad alfa ( $\alpha$ ) opera a nivel local, de hábitat o de comunidad, es dependiente del tamaño de la muestra y el número de especies aumenta conforme aumenta el área de estudio (Sugg, 1996); la diversidad beta ( $\beta$ ) es el recambio de especies entre dos o más localidades, hábitats o comunidades; y diversidad gama ( $\gamma$ ) opera a nivel regional y representa la diversidad total de un grupo de regiones o comunidades, y es resultante del producto de la diversidad alfa y beta (Ellison, 2010).

Existen varios índices para medir la diversidad en una comunidad y se utilizan dependiendo del tiempo, espacio, tipos de comunidad biológica (ecosistemas acuáticos y terrestres, por ejemplo), características intrínsecas de los organismos y objetivo del estudio (Magurran, 2004). Algunos tienen en cuenta la presencia o ausencia de las especies (riqueza de especies), y otros son sensibles a su abundancia (equidad y dominancia), dividiendo a las especies en comunes o dominantes cuando presentan más individuos y raras cuando tienen pocos individuos (Begon et al., 2006). Uno de los índices de diversidad alfa más utilizados es el índice de Simpson, que mide la dominancia de la comunidad, es decir, estima la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie, por lo tanto, si existe una especie más abundante que las demás, mayor será esa probabilidad y por ende habrá una mayor dominancia. También se puede expresar en número efectivo de especies de acuerdo con los números de Hill, que ponderan las especies de una comunidad con la misma sensibilidad a sus abundancias (Hill, 1973; Jost, 2006).

Adicionalmente, se utilizan índices para medir el cambio en la composición de especies entre comunidades biológicas, es decir la diversidad  $\beta$  (Whittaker, 1972). Uno de los índices de diversidad  $\beta$  más utilizados es el de Morisita-Horn, que mide la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar, cada uno de muestras distintas, pertenezcan a la misma especie (Magurran, 2004). También se utiliza el índice de Jaccard, que mide el grado de similitud entre dos comunidades basado en datos de presencia/ausencia (Jaccard, 1908; Real y Vargas, 1996).

Existen otros análisis que miden el grado similitud y diferenciación, basándose en las especies compartidas y no compartidas entre dos o más comunidades, respectivamente. Para ello utilizan datos de riqueza y abundancia de especies. Algunos de los análisis más útiles son el SIMPER, el ANOSIM y el NMDS. El SIMPER (porcentaje de similitud) es un análisis que calcula la contribución de cada especie a las diferencias entre dos o más comunidades, permitiendo observar cuáles son las especies más comunes (Clarke, 1993). Es recomendable complementar este análisis con el ANOSIM (análisis de similaridad), el cuál es una prueba estadística que mide el grado de diferenciación entre dos comunidades (Clarke, 1993). El NMDS (*non-metric multidimensional scaling*) es un método de ordenamiento y visualización de conjuntos de datos de abundancia y riqueza de especies en forma de polígonos, en el cual las distancias entre los polígonos representan el grado de diferenciación entre ellos, mientras que el solapamiento representa el grado de similitud (McCune y Grace, 2002).

Antes de utilizar los índices de diversidad y análisis de similaridad es recomendable construir una curva de acumulación de especies (gráfica que muestra la relación entre los individuos de una muestra y la riqueza de especies), que sirve para determinar si el esfuerzo de muestreo es suficiente porque se tiene un compendio relativamente completo de las especies presentes (Colwell y Coddington, 1994). Si la curva no llega a estabilizarse en una asíntota que se mantiene constante con la adición de individuos significa que se debe considerar utilizar otras técnicas de recolección o un mayor esfuerzo de muestreo (Magurran, 2004; Krohne, 2016). También se puede calcular la completitud (*coverage*) de la muestra para conocer la proporción del total del número de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies representadas en una muestra, y es recomendable complementarla con el índice de Chao 1, que nos proporciona una

predicción estimada de la riqueza de especies de una comunidad a partir de las especies raras (Chao y Jost, 2012).

La biodiversidad se ha utilizado en la elaboración de modelos importantes como la hipótesis de disturbio intermedio y el modelo de equilibrio de MacArthur y Willson, y se utiliza en planes de restauración de hábitats disturbados y en el estudio de las comunidades biológicas (MacArthur y Wilson, 1967; Connell, 1978). Por ejemplo, se ha comprobado que la diversidad de murciélagos juega un rol importante en la restauración de bosques tropicales y se utilizó la diversidad para hacer predicciones y demostrar que la tasa de deforestación provocará extinciones masivas en Singapur (Brook, Sodhi y Ng, 2003; Muscarella y Fleming, 2007).

### **3.3.FAUNA, ECOSISTEMA Y AMBIENTE SUBTERRÁNEO**

En términos generales, se puede definir como fauna subterránea a los organismos que tienen una relación ecológica y evolutiva con el ambiente subterráneo, resultando en la modificación de su reproducción y supervivencia (Trajano, 2012; Trajano y Carvalho, 2017). Se puede dividir en tres grupos según el sistema de Schiner-Racovitza: troglófilos, troglóbios y troglóxenos (Racovitza, 1907). Los troglóxenos mantienen poblaciones en la superficie y no tienen características especiales para ocupar las cuevas, pero están obligados a regresar periódicamente (Menna-Barreto y Trajano, 2015). En el estado de *São Paulo*, El opileón *Acutisoma spelaeum* Mello-Leitlo es un buen representante de este grupo porque se ha comprobado que permanece inmóvil en las cuevas durante el día para evitar depredadores y sale en la noche para alimentarse (Gnaspino, 1996; Santos, 1998). Los troglófilos mantienen poblaciones que pueden completar su ciclo de vida en el interior de la cueva, pero también mantienen poblaciones en lugares oscuros, cerrados y húmedos en la superficie (Barr, 1968). Además, poseen características previamente adquiridas que les han permitido colonizar el ambiente subterráneo (Thinès y Tercafs, 1972). Este es el caso de la araña-escorpión *Heterophrynus cervinus* Pocock que habita tanto las cuevas como el bosque tropical húmedo que las rodea (Morales Álvarez y González, 1986; de Armas, Delgado Santa y Hoyos Velásquez, 2015). Por último, los troglóbios solamente habitan el interior de las cuevas y no pueden colonizar la superficie debido a sus condiciones ambientales, aunque ocasionalmente pueden encontrarse en la misma (Barr, 1968; Trajano, 2012). Por ejemplo, en el sudeste de Brasil, el pez gato *Pimelodella kronei* Ribeiro

sale frecuentemente de la cueva *Bombas Resurgence* para alimentarse en la superficie durante la noche (Pavan, 1945). Se puede utilizar la misma clasificación en organismos acuáticos, dividiéndolos en estigobios, estigófilos y estigoxenos (Gibert et al., 1994).

Los visitantes temporales que ingresan accidentalmente en la cueva como invertebrados que fueron arrastrados por el río o mamíferos terrestres que utilizan de manera esporádica la cueva como madriguera, no se consideran parte de la fauna subterránea porque no tienen una historia evolutiva y eventualmente pueden morir dentro de la cueva, convirtiéndose en una fuente de alimentos para la fauna subterránea, por lo que se considerarían más bien un recurso (Trajano y Carvalho, 2017). Adicionalmente, los troglobios adquieren características conocidas como troglomorfismos, que están presentes en esa especie y no son compartidas por el resto con las que están emparentadas (autapomorfía) y su adquisición está estrechamente ligada al régimen de selección subterráneo (Bichuette et al., 2015). Los troglomorfismos más comunes son: alargamiento de apéndices, desarrollo de órganos sensoriales especiales, despigmentación, atrofia o pérdida de los ojos (anoftalmia) y bajo metabolismo (Vandel, 1966). La evolución de estos rasgos está dada por la relación de la fauna con el ecosistema y el ambiente subterráneo (Galán, 2010; Trajano y Carvalho, 2017).

El ecosistema subterráneo se caracteriza por tener pocos niveles tróficos debido a la ausencia de productores primarios, siendo las fuentes de recursos alóctonos la fuente principal de alimento de la fauna subterránea tales como: materia vegetal fina acarreada por los ríos o las grietas en la cueva, animales que ingresan a la cueva accidental o intencionalmente y mueren en su interior y la materia orgánica depositada por animales que utilizan la cueva (Wilkens, Culver y Humphreys, 2000). Uno de los recursos más importantes es el guano depositado por murciélagos (Culver y Pipan, 2009). Sin embargo, en los trópicos la entrada de energía aumenta en comparación con zonas templadas porque existen fuentes alternativas. Por ejemplo, el guácharo (*Steatornis caripensis*) es un ave que solo está presente en el Neotrópico, y es el aporte principal de recursos alimenticios (en forma de carcasas de frutos, semillas y heces) para la fauna subterránea en la cueva de Los Tayos (Snow, 1979; del Hoyo, Elliott, Sargatal y Christie, 1999).

Las condiciones ambientales en los ecosistemas subterráneos son más estables en comparación con el ambiente de la superficie. Ausencia de luz,

fluctuaciones moderadas de temperatura, humedad relativa de hasta el 100 %, hipoxia debido a la presencia de una red irregular que comunica los espacios debajo del suelo entre sí, figuran como características importantes en los ecosistemas subterráneos (Juberthie, 1983; Gunn, 2004). Estas condiciones seleccionan a los organismos que han adquirido rasgos ventajosos en la superficie que les permiten desenvolverse en el ambiente subterráneo y posteriormente, modifican su biología con atributos para que completen su ciclo de vida en el interior de las cuevas (Poulson, 1963). En este contexto, los organismos troglobios, entre los que resaltan los invertebrados, se han destacado como modelos en conceptos de evolución y biogeografía (Beermann et al., 2001; Galán, 2010; Aspiras, Prasad, Fong, Carlini y Angelini, 2012).

Existen diferencias en el ambiente, ecosistema y fauna subterránea en los trópicos y zonas templadas. El ambiente subterráneo tiene una fuerte influencia de la estacionalidad en zonas templadas, mientras que en los trópicos, la amplitud térmica es más reducida y la humedad es más alta en la superficie, es decir, es muy similar al ambiente subterráneo y su fauna subterránea también lo es (Cabidoche, 1963; Mitchell, 1969). Por ejemplo, en Brasil, se ha comprobado que la composición de invertebrados es muy similar en las cuevas y en la hojarasca (Simões, Souza-Silva, y Lopes Ferreira, 2015). A pesar de que la mayoría de las especies troglobias se concentran en las zonas templadas, según las estimaciones las cuevas en los trópicos albergan una diversidad subterránea que no ha sido descubierta, la mayoría de especies asociadas al guano depositado en grandes cantidades (Culver y Sket, 2000; Deharveng y Bedos, 2012). Este podría ser el caso de las cuevas del Napo, en las que se reportan grandes colonias de murciélagos (Ribadeneira, 2017; López, 2018).

### **3.4. ESPELEOTURISMO Y SU IMPACTO SOBRE LAS CUEVAS**

En lugares caracterizados por una alta biodiversidad en grave peligro de desaparecer, las comunidades locales enfrentan a menudo el dilema de conservar los recursos naturales de sus territorios o explotarlos de alguna manera, siendo el ecoturismo una alternativa que contempla ambos aspectos, porque produce un beneficio económico mediante actividades sostenibles, siendo la naturaleza la principal atracción para los turistas (Fennell, 1999; Stronza y Gordillo, 2008; Buckley, 2010). Desde los años noventa, varios pueblos localizados en la floresta

de los países en vías de desarrollo han optado por el ecoturismo como principal actividad, siendo este el caso de los indígenas de la Amazonía ecuatoriana, quienes aprovechan los recursos naturales para el turismo, entre ellos las cuevas (Wesche, 1996; Sánchez-Cortez, 2017).

El espeleoturismo es la apertura de cuevas naturales para ser visitadas y exploradas, y forma parte del ecoturismo (Torres et al., 2003; Rindam, 2014). Para las comunidades indígenas se ha convertido en una práctica importante porque es aprovechado como una fuente de ingresos económicos, potencia el desarrollo de otras actividades alrededor del área (como turismo de aventura y turismo de excursión) e implica la conservación y protección de la geología y la biodiversidad de las cuevas (Stronza y Gordillo, 2008; Cigna, 2016; Afoma, y Martha, 2017). Sin embargo, en varios casos se ha alterado negativamente el estado natural de las cuevas. Por ejemplo, la suciedad acarreada en los zapatos o en la ropa puede liberar esporas o semillas de plantas, produciendo un fenómeno conocido como “lampenflora”, que consiste en el apareamiento de una capa verdosa cubriendo las superficies, lo que deteriora las formaciones en el interior de la cueva (Cigna, 2012). Del mismo modo se ha comprobado que el exceso de visitantes puede desplazar a las colonias de murciélagos (Biswas, Shrotriya, Rajput y Sasmal, 2011). Consecuentemente, en países como Turquía, se han diseñado planes de manejo en los que se restringe la entrada de turistas en las épocas del año que coinciden con las épocas de alumbramiento y cuidado de crías, e incluso se cierran ciertas cuevas permanentemente (Paksuz y Özkan, 2012).

En la provincia del Napo, las comunidades pertenecientes a la nacionalidad Kichwa de la Amazonía han usado al menos 35 cuevas para el espeleoturismo desde 1970 (Toulkeridis et al., 2015; Sánchez-Cortez, 2017). Actualmente, el manejo de las cuevas ha mejorado gracias a las capacitaciones a las comunidades, la conformación de una Asociación de Guías, la creación de una guía espeleológica y otra de las especies de murciélagos y la declaración de AICOMs y SICOMs (Sánchez-Cortez, 2017; Ribadeneira, 2017; López, 2018). Sin embargo, la información disponible sobre las especies de invertebrados que forman parte de la fauna subterránea, así como de su ecología, amenazas y estado de conservación es desconocida. De estos grupos, los organismos troglobios y troglóxenos obligados son los más vulnerables debido a su alto grado de especialización y endemismo (Ferreira y Horta, 2005; Deharveng y Bedos, 2012). Si se pierden estas

especies, las cuevas serían menos atractivas para los turistas que disfrutan de las cuevas naturales, lo que podría afectar el sustento económico y el estilo de vida de las comunidades indígenas que viven del espeleoturismo (Vega, 2015). Por ejemplo, en Nueva Zelanda, las colonias de gusanos bioluminiscentes del género *Arachnocampa* son la atracción primordial para los turistas en cuevas de Tasmania y Nueva Zelanda (Baker, 2002). Por tal razón se ha evaluado el efecto de la luz artificial sobre una especie en particular, *Arachnocampa tasmaniensis* en la cueva *Marakoopa*, en el norte de Tasmania, y se ha determinado que las colonias recuperan paulatinamente la intensidad de la luz después de la exposición y la ritmicidad de la bioluminiscencia no se ve afectada por la moderación de iluminación actual (Merritt y Clarke, 2013).

A pesar de que varios autores mencionan que el espeleoturismo descontrolado puede generar un impacto negativo sobre la fauna subterránea, especialmente en los trópicos, argumentando que los ecosistemas son más frágiles porque dependen de los recursos llevados por los murciélagos (guano y restos de comida), no existen pruebas reales de que esta hipótesis sea cierta (Barciová, Kováč, y Miklisová, 2010; Pellegrini y Ferreira, 2012; Deharveng y Bedos, 2012; Merritt y Clarke, 2013; Faille, Bourdeau, y Deharveng, 2014; Cigna, 2016). Sin embargo, se ha comprobado que hay un efecto en ciertas cuevas cuando se excede el número de visitantes que pueden soportar (capacidad de carga; Alonso et al., 2019). Por ejemplo, en el sudeste de Eslovaquia, se comparó la composición de especies de insectos del orden Collembola entre cuevas turísticas y cuevas no turísticas. Se encontró que la riqueza de especies de este orden aumenta cuando existe un exceso en el número de visitantes en las cuevas turísticas porque aumenta la cantidad de recursos disponibles, lo que altera el ambiente subterráneo caracterizado por una baja cantidad de nutrientes (oligotrófico) e introduce especies de la superficie (Barciová, Kováč, y Miklisová, 2010). Esto podría no aplicarse a las cuevas de los trópicos porque la entrada de nutrientes al ambiente subterráneo es constante y en grandes cantidades (copiotrófico; Mitchell, 1969).

En el siglo XX, esta singularidad era el argumento principal de algunos bioespeleólogos para afirmar que las especies troglobias eran escasas o estaban ausentes en los trópicos (Annandale et al. 1913; Leleup, 1956; Mitchell, 1969). Sin embargo, en los últimos 20 años se han declarado varias cuevas tropicales como *hot-spots* de la biodiversidad subterránea porque albergan por lo menos 20

especies troglobias obligadas y en el 2016 se declararon los dos primeros *hot-spots* para la región del Neotrópico en Brasil (Sket y Culver, 2000, Culver y Pipan, 2009; Silva y Ferreira, 2016). Las cuevas de la provincia del Napo se encuentran dentro de esta región y si no se protegen a tiempo existe la posibilidad de perder un porcentaje importante de la diversidad subterránea a escala global, sin embargo, no se ha caracterizado la fauna subterránea en cuevas en el Ecuador (Deharveng y Bedos, 2012; Sánchez-Cortez, 2017). El presente estudio busca determinar si el turismo produce un impacto sobre la fauna subterránea de las cuevas de la provincia del Napo a través de los invertebrados como representantes para evaluar el estado de conservación y proveer una línea de base para futuros estudios.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Determinar si el espeleoturismo tiene un impacto sobre la composición de invertebrados de las cuevas de la provincia del Napo.

### **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Caracterizar la diversidad de los invertebrados de las cuevas de los alrededores de la localidad del Tena y Archidona.
- Determinar el nivel de intensidad de espeleoturismo en las cuevas estudiadas.
- Determinar si existen diferencias entre las comunidades de invertebrados en función del nivel de intensidad del espeleoturismo.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

Las cuevas de la provincia del Napo se encuentran al noreste del Ecuador y comparten características entre sí: se localizan al este de la Cordillera Real, en el borde oriental o sistema subandino del Levantamiento Napo, geológicamente están formadas por secuencias de calizas, lutitas y areniscas depositadas en una plataforma marina por donde afloran secuencias sedimentarias del período cretácico y terciario principalmente, que hacen visible el ingreso a la cueva desde la superficie, las rocas tienen una edad aproximada de 70 - 90 millones de años; se puede encontrar fósiles de animales marinos, la mayoría pertenecientes al filo Mollusca (Barragán et al., 2004).

Para conocer la diversidad de los invertebrados de las cuevas de la provincia del Napo se visitaron las cuevas de localidades de Tena, Archidona, Mondayacu y Aguayacu desde octubre del 2016 hasta junio del 2017. Durante este período se realizaron salidas preliminares en las que se evaluaron 13 cuevas: Uctu iji changa, Cueva de los Murciélagos, El Toglo, Templo de Ceremonia, Grefa, Elefante, Aguayacu, Lluskeyacu 1, Lluskeyacu 2, Mayanchi, Lagarto Matiri, Mariposa Negra y Jumandy (Sánchez-Cortez, 2017). Se utilizaron diferentes métodos de muestreo como colectas manuales, trampas *pitfall*, trampas de lata, embudos Berleese y redes Surber para probar su efectividad dentro de las cuevas.

Se utilizó el programa Atlas TI para el análisis de las entrevistas realizadas a los dueños de las cuevas, y así obtener información acerca del manejo y datos del número de personas que ingresan a las cuevas durante las visitas turísticas (López, 2016). En base a estos resultados se escogieron tres cuevas para la fase de evaluación del impacto del turismo:

- **Mayanchi**

Pertenece al sistema de cuevas Aguayacu, ubicado en el cantón Archidona, en la comunidad Aguayacu. Posee dos entradas ubicadas a un lado de la carretera que se dirige a Villano en las coordenadas 0° 53' 41,59" S 77° 46' 20,40" W y 0° 53' 42,41" S 77° 46' 25,76" W, respectivamente (Figura 2). En la primera entrada existe una pequeña grieta que comunica el interior de la cueva con el medio externo. Esta

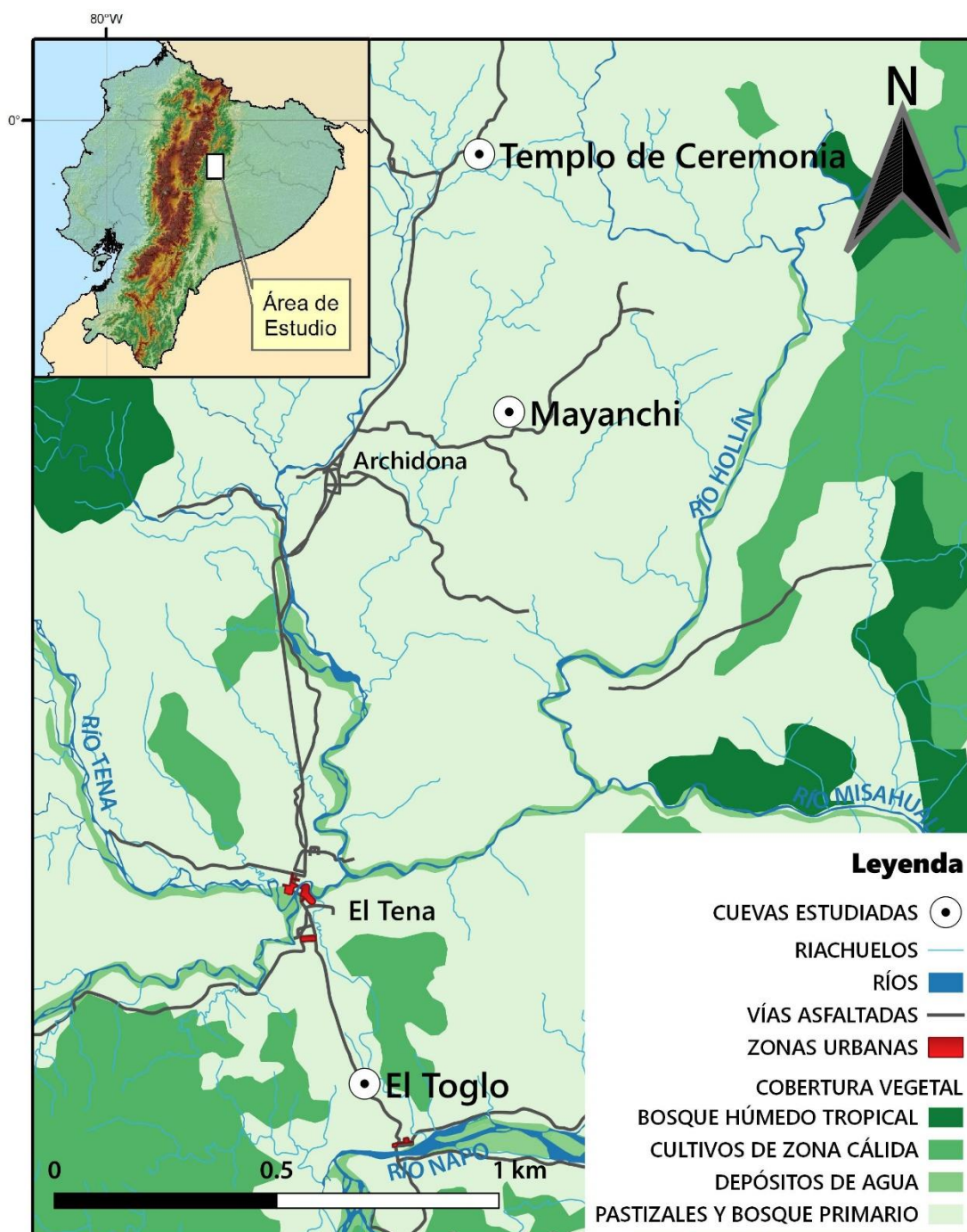
cueva ha sido descubierta recientemente y no se utiliza activamente para el turismo (K. Salazar, comunicación personal, 10 de octubre de 2016; Sánchez-Cortez, 2017).

- **El Toglo**

Conocida también como cueva Castillo en alusión a la familia responsable del lugar, pertenece al sistema de cuevas El Toglo, ubicado en el sector Santa Rosa del cantón Tena. Posee dos entradas ubicadas a un lado de la vía a Puerto Napo en las coordenadas  $1^{\circ} 1' 50,63''$  S  $77^{\circ} 48' 5,65''$  W y  $1^{\circ} 1' 48,39''$  S  $77^{\circ} 48' 7,25''$  W, respectivamente (Figura 2). En esta cueva los dueños del lugar practican turismo moderadamente controlado: entran en grupos de diez personas como máximo (A. Castillo, comunicación personal, 28 de octubre de 2016; Sánchez-Cortez, 2017).

- **Templo de Ceremonia**

Pertenece al sistema de cuevas Templo de Ceremonias, ubicado en el cantón Archidona, en la comunidad Mondayacu. Posee dos entradas ubicadas aproximadamente a 100 m de la vía Archidona – Cosanga en las coordenadas  $0^{\circ} 50' 33,93''$  S  $77^{\circ} 46' 42,20''$  W y  $0^{\circ} 50' 31,18''$  S  $77^{\circ} 46' 38,14''$  W, respectivamente (Figura 2). Como dice su nombre, solían practicarse ceremonias, sobre todo rituales de shamanismo y matrimonios (Toulkeridis et al., 2015; Sánchez-Cortez, 2017). Esta cueva se utiliza frecuentemente para el turismo: se reciben turistas diariamente pero sólo ingresan grupos entre ocho y diez personas, aunque en excepcionales ocasiones lo hacen hasta 35 personas; en muchos casos los turistas utilizan velas cuando no poseen linternas (W. Grefa, comunicación personal, 8 de diciembre de 2016).



**Figura 2. Ubicación de las cuevas estudiadas en la provincia del Napo.**

#### 4.1. DIVERSIDAD DE INVERTEBRADOS DE LAS CUEVAS DE LA PROVINCIA DEL NAPO

Con base en los resultados de las salidas preliminares se escogió el uso de trampas *pitfall* como la metodología más adecuada para la recolección de especímenes y medir la diversidad de invertebrados dentro de las cuevas (Culver y Sket, 2002; Wynne et al., 2019). Se montaron diez trampas *pitfall* situadas a 10 – 15 m de distancia entre ellas, dependiendo de la disponibilidad de suelo y la

profundidad de la cueva. Se procuró colocar las trampas lejos de la luz proveniente del exterior para evitar el sesgo causado por el aumento en la diversidad en la zona de transición entre el ambiente subterráneo y de la superficie (Prous, Ferreira y Martins, 2004). Por último, no se utilizó cebo de ninguna clase para evitar la llegada de fauna alóctona a la cueva (Peck, 1976; Wynne et al., 2019). Las trampas se montaron del 28 al 29 de octubre del 2017 y desde entonces, se revisaron cada dos semanas, entre los meses de noviembre y diciembre, excepto en la última salida de campo, en la que por logística se revisó y se retiró definitivamente las trampas un mes después. Las muestras se transportaron a la Sección Invertebrados del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) para la separación y conteo de invertebrados, los cuales se identificaron hasta el nivel taxonómico más específico posible, con la ayuda de taxónomos en cada grupo y mediante el uso de material bibliográfico disponible, como guías y enciclopedias de invertebrados.

Se excluyeron a las especies consideradas visitantes temporales, porque no forman parte de la diversidad subterránea. Solo se consideró a los invertebrados que se encuentran en el suelo porque se asume que reciben el impacto del turismo (como la compactación del suelo provocado por las pisadas) y la mayor diversidad se concentra en este sustrato (Pellegrini y Ferreira, 2012). Para determinar las especies consideradas visitantes temporales se utilizó el conocimiento disponible en la literatura, experiencia personal y se compararon las abundancias dentro de las cuevas con las poblaciones de la superficie. Finalmente, se clasificaron como posibles troglobios a los organismos que denotaban una inclinación hacia la vida subterránea en comparación con sus parientes cercanos de la superficie y poseían rasgos únicos adquiridos por las presiones existentes en el ambiente subterráneo, como pérdida o reducción de los ojos, alargamiento de apéndices y despigmentación (Culver y Wilkens, 2000; Simões, Souza-Silva, y Lopes Ferreira, 2015; Trajano y Carvalho, 2017).

Se construyó una curva de acumulación de especies con todas las especies consideradas parte de la fauna subterránea en cada cueva para determinar si los esfuerzos realizados fueron representativos de la diversidad presente en las cuevas del Napo (Colwell, Mao y Chang, 2004; Chao y Jost, 2012). Complementariamente se calculó la cobertura de la muestra y el índice de Chao 1 de todas las cuevas

para estimar la riqueza de especies esperada en cada cueva y comparar con la riqueza de la muestra obtenida (Good, 1953; Chao y Jost, 2012).

La cobertura de la muestra se calcula con la siguiente fórmula (Good, 1953; Robbins, 1968):

$$E(C_m) = \sum_{i=1}^S p_i [1 - (1 - p_i)^m]$$

$$E(C_m) = 1 - \sum_{i=1}^S p_i (1 - p_i)^m \quad m > 0$$

Donde:

$C_m$  = cobertura de la muestra

$S$  = número de especies

$p_i$  = abundancia relativa de una especie  $i$

$m$  = tamaño de la muestra

El estimador de Chao1 sirve para estimar las especies que no fueron detectadas (extrapolación) y la trayectoria y el valor asintótico de la curva de acumulación de especies. Se puede calcular con la siguiente fórmula (Chao, 1984; Chao y Jost, 2012):

$$\hat{f}_0 = \frac{(n-1)}{n} \frac{f_1^2}{(2f_2)} \quad \text{si } f_2 > 0$$

$$\hat{f}_0 = \frac{(n-1)}{n} \frac{f_1(f_1-1)}{(2f_2+1)} \quad \text{si } f_2 = 0$$

Donde:

$\hat{f}_0$  = especies estimadas

$n$  = individuos de una especie

$f_1$  = especies con un individuo registrado

$f_2$  = especies con dos individuos registrados

#### 4.2. NIVEL DE INTENSIDAD DEL ESPELEOTURISMO

Se comparó la composición de las comunidades de invertebrados entre cuevas utilizando un análisis de similitud (ANOSIM, con la ayuda del software de uso libre PAST 4.0; Hammer, 2020) utilizando el índice de Simpson y el índice de Simpson transformado en número efectivo de especies con los números de Hill de orden de diversidad  $q=2$ , utilizando la fórmula propuesta por Jost (2006). Se tomó en cuenta la presencia o ausencia de posibles invertebrados troglobios debido a su mayor sensibilidad a las modificaciones en el ambiente subterráneo (Trajano, 2000).

El ANOSIM se usa para determinar si existen diferencias entre comunidades (Clarke, 1993). Para eso utiliza el valor  $p$  (valor de probabilidad), que calcula la probabilidad de cometer un error al rechazar la hipótesis nula ( $H_0$ ), es decir, que no existen diferencias significativas entre las comunidades y lo hace a través de umbrales, siendo 0.05 y 0.01 los más utilizados (Pearson, 1900; Barnard, 1992). Si el valor  $p$  es menor o igual a 0.05 y 0.01 las diferencias son significativas y altamente significativas, respectivamente. Se calcula utilizando la siguiente fórmula (Barnard, 1992):

$$R = \frac{(r_B - r_W)}{M/2}$$

Donde:

$r_B$  = promedio de los rangos de similitudes de diferentes sitios

$r_W$  = promedio de los rangos de similitudes de dentro de los sitios

$M = n(n - 1)/2$  donde  $n$  es el número de muestras

Se calcula el índice de Simpson transformado en número efectivo de especies con la siguiente fórmula:

$${}^2D = 1 / \left( \sum_{i=1}^s p_i^q \right)$$

Donde:

$D$  = Número efectivo de especies

$p = (n/N)$  individuos (n individuos de una especie y N individuos de todas las especies)

$s$  = Total de especies observadas

2 = Orden de diversidad q

#### 4.3. DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS DE LAS CUEVAS

Se comparó la riqueza de especies entre las cuevas utilizando el índice de Jaccard. Para comparar la composición de las comunidades tomando en cuenta las abundancias de las especies se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (*non-metric multidimensional scaling*; NMDS) utilizando el índice de Simpson y un análisis de porcentaje de similitud (*similarity porcentaje*; SIMPER) utilizando el índice de Bray-Curtis, con la ayuda del software de uso libre PAST 4.0 (Hammer, 2020). También se utilizó el índice de Morisita-Horn y el índice de Simpson transformado en número efectivo de especies con los números de Hill de orden de diversidad  $q=2$ , utilizando la fórmula propuesta por Jost (2006).

El índice de Morisita-Horn sirve para medir el solapamiento entre dos comunidades. Para eso toma en cuenta las abundancias y riqueza de las especies y tiene un rango de 0 a 1, en el que 0 significa que las comunidades son distintas y 1 significa que las muestras son idénticas. Se puede calcular con la siguiente fórmula (Horn, 1966):

$$\hat{C}_\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^S x_i y_i}{\sum_{i=1}^S x_i^2 + \sum_{i=1}^S y_i^2}$$

Donde:

$S$  = número de especies

$\hat{C}_\lambda$  = solapamiento entre comunidades

$x_i$  = abundancia de la especie  $i$  en la comunidad  $x$

$y_i$  = abundancia de la especie  $i$  en la comunidad  $y$

El índice de Jaccard sirve para medir la proporción de especies compartidas entre dos comunidades. Para eso sólo toma en cuenta la riqueza de las especies y

tiene un rango de 0 a 1, en el que 0 significa que no hay especies compartidas y 1 significa que las comunidades son idénticas. Se puede calcular con la siguiente fórmula (Jaccard, 1908):

$$J = \frac{C}{A + B - C'}$$

Donde:

$J$  = proporción de especies compartidas

$A$  = especies presentes en la comunidad a

$B$  = especies presentes en la comunidad b

$C$  = especies presentes en las comunidades a y b

El SIMPER (análisis del porcentaje de similitud) sirve para identificar las especies responsables de las diferencias entre comunidades. Los resultados se visualizan en una tabla que coloca las especies en orden descendente, así como el porcentaje acumulativo y el valor de las medias de las abundancias (Clarke, 1993). Una de las medidas de similaridad más utilizadas es el índice de Bray-Curtis porque pondera las abundancias de las especies equitativamente (Bray y Curtis, 1957). Una desventaja de este análisis es que tiende a sobrestimar a las especies comunes e ignora a las especies raras porque toma en cuenta las abundancias. Por tal razón es recomendable realizar este análisis con el ANOSIM para facilitar su interpretación (McCune y Grace, 2002).

El NMDS sirve para visualizar conjuntos de datos en grupos o polígonos en un espacio bidimensional, en el que los ejes corresponden a las dimensiones o variables que más influyen su distribución. Para eso utiliza una matriz que calcula las distancias que ordena los datos para el ordenamiento al azar hasta que encuentra una solución aceptable, por lo que el resultado puede variar considerablemente cada vez que se realice el análisis dependiendo del criterio que se escoja para su ordenamiento (Legendre y Legendre, 1998; McCune y Grace, 2002).

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 5.1. DIVERSIDAD DE INVERTEBRADOS DE LAS CUEVAS DE LA PROVINCIA DEL NAPO

Se recolectaron 3021 especímenes, de los cuáles se excluyeron las especies consideradas como visitantes temporales, entre las que se encuentran individuos del orden Hymenoptera (avispa), Arachnida (garrapatas), Hemiptera (chinchas) y larvas de Odonata (libélulas). El resultado fueron 3004 especímenes considerados para el procesamiento de datos, que se clasificaron en 55 morfoespecies. La clase con mayor riqueza de morfoespecies fue Insecta (42), seguida de Arachnida (9), Malacostraca (2), Mollusca (1) y Clitellata (1). Los órdenes más diversos fueron Diptera (13), Hymenoptera (8), Coleoptera (7) y Acari (4; Tabla 1).

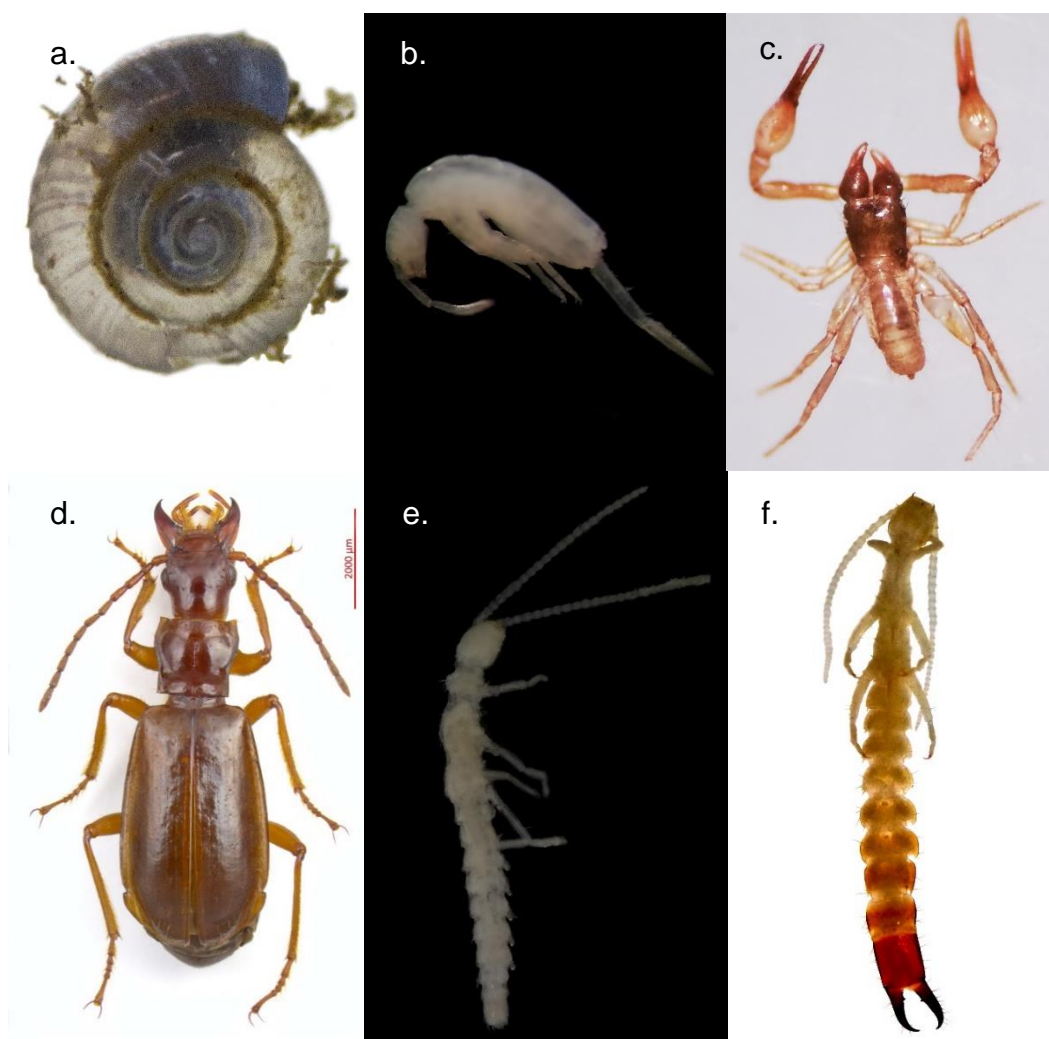
**Tabla 1. Abundancia y riqueza de especies de los invertebrados recolectados en las cuevas estudiadas.**

Clase	Orden	Morfoespecie	Mayanchi	El Toglio	Templo	Total
		Trombidiformes 1		1	2	3
	Acari	Trombidiformes 2		11		11
		Trombidiformes 3		1		1
		Trombidiformes 4			1	1
Arachnida	Amblypigya	<i>Heterophrynus cervinus</i>			4	4
		<i>Linothele cavicola</i>	1	5		6
	Araneae	Oonopidae 1	1	1	2	4
		Pisauridae 1	1	1	2	4
	Pseudoscorpiones	<i>Tyrannochthonius</i> sp. 1*	2			2
Clitellata	Annelida	Lumbriculidae 1		6		6
Crustacea	Isopoda	Oniscidae 1	2		2	4
	Decapoda	<i>Hypolobocera</i> sp. 1	1			1
	Blattaria	Blattellidae 1		1	1	2
		Leiodidae 1	389	93	435	917
		Staphylinidae 1	148	21	45	214
	Coleoptera	Scolytinae 1	3	27	1	31
		Hydrophilidae 1		7		7
		<i>Cneoglossa</i> sp. 1	22	3	96	121

Clase	Orden	Morfoespecie	Mayanchi	El Toglio	Templo	Total
		<i>Hydraena</i> sp. 1	38	46	143	227
		<i>Pselaphinae</i> sp. 1	3			3
	Collembola	Paronellidae sp. 1*	24	32	56	112
		Isotomidae sp. 1	9	4	14	27
	Diplura	Campodeidae sp. 1*	11	6	2	19
		Japygidae sp. 1*	1			1
	Diptera	Phoridae sp. 1	16	10	63	89
		<i>Limnophora</i> sp. 1	2	4	1	7
		Drosophilidae sp. 1	5	3	5	13
		Mycetophilidae sp. 1	5		7	12
		<i>Pericoma</i> sp. 1	2	3	4	9
		Sciaridae sp. 1	27	1	2	30
		Psychodidae sp. 1	28	127	37	192
		<i>Psychoda</i> sp. 1	1	210		211
		Chironomidae sp. 1		1		1
		Phoridae sp. 2		5		5
		Tipulidae sp. 1	1			1
		Cecidomyiidae sp. 1			2	2
		Muscidae sp. 1	1		2	3
		Hemiptera	Thaumastocoridae sp. 1		4	1
	Anthocoridae sp. 1		3			3
	<i>Pangaeus moestus</i>		78	19	3	100
	Hymenoptera	<i>Nylanderia</i> sp. 1		4	5	9
		<i>Paraponera</i> sp. 1	1		3	4
		<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	5		23	28
		Myrmicinae sp. 1	4			4
		<i>Pheidole fimbriata</i>	1			1
		Formicinae sp. 1	1			1
		<i>Prionopelta</i> sp. 1		1		1
	<i>Solenopsis</i> sp. 1	1			1	
	Lepidoptera	Crambidae sp. 1		6		6
		Noctuidae sp. 1	2			2
		<i>Elophila</i> sp. 1	1			1
	Orthoptera	<i>Aclodes leleupae</i>	105	86	312	503
	Trichoptera	Hydroptilidae sp. 1	6		17	23
		Hydroptilidae sp. 2	2		5	7
Mollusca	Gasteropoda	Scolodontidae sp. 1*	1	1		2
		<b>Especímenes</b>	<b>955</b>	<b>751</b>	<b>1298</b>	<b>3004</b>
		<b>Morfoespecies</b>	<b>40</b>	<b>33</b>	<b>32</b>	<b>55</b>
		<b>Posibles troglobios</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>5</b>

Las posibles especies troglobias están marcadas con un asterisco (\*).

Se encontraron seis especies de invertebrados que probablemente sean troglobios: un caracol (Clase Gasteropoda: Familia Scolodontidae), un pseudoscorpión (Arachnida: *Tyrannochthonius* sp.), un colémbolo (Insecta: Paronellidae), dos dipluros (Insecta: Campodeidae y Japygidae) y un coleóptero (Insecta: *Filicerozaena leleuporum* Deuve), este último recolectado durante las salidas de campo preliminares (Figura 3). Cinco se encuentran en la cueva Mayanchi y en la cueva El Toglio y sólo dos en la cueva Templo de Ceremonia (Tabla 1). Por lo tanto, según la definición de Sket y Culver (2000), las cuevas de la provincia del Napo no pueden ser consideradas *hot-spots* de la biodiversidad subterránea.



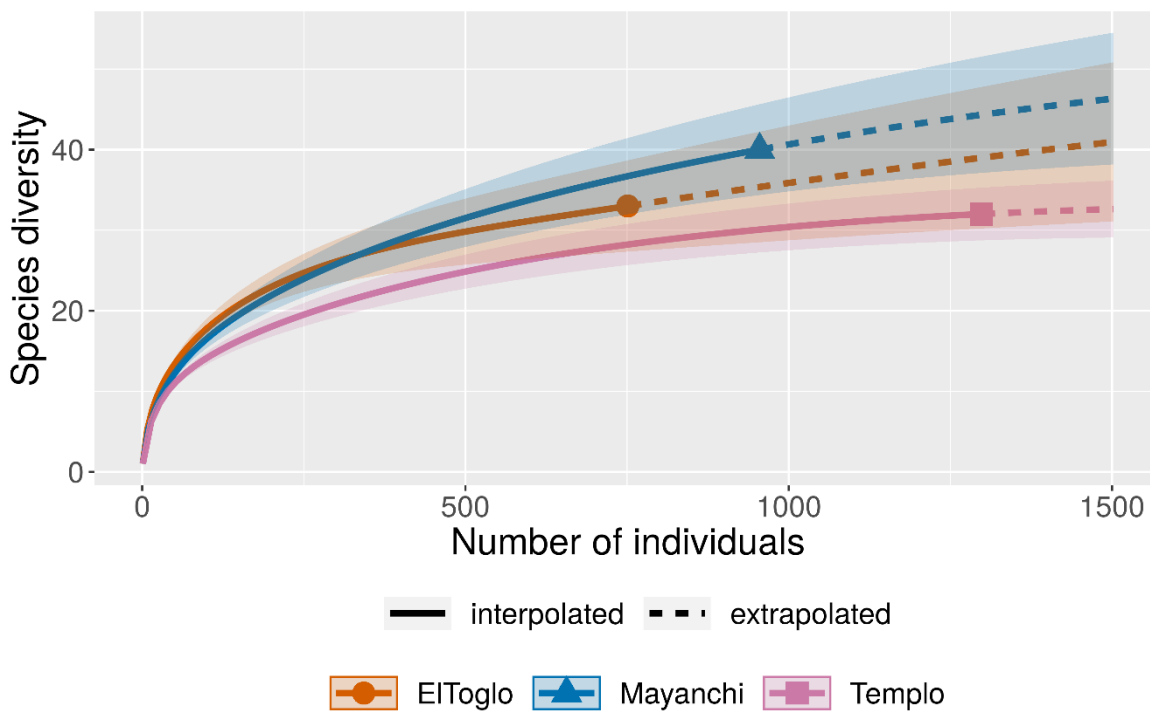
**Figura 3. Posibles invertebrados troglobios recolectados en las cuevas de la provincia del Napo.** a. Familia Scolodontidae; b. familia Paronellidae; c. *Tyrannochthonius* sp.; d. *Filicerozaena leleuporum* (Foto cortesía de Pierre Moret); e. Familia Campodeidae; f. Familia Japygidae.

Probablemente, hay pocas especies troglobias porque existe un flujo génico constante entre las poblaciones de la superficie y subterráneas, que podría ser causado por ciertas características físicas de las cuevas. Una de ellas es la poca profundidad de las cuevas en comparación con otras cuevas del Neotrópico, como el sistema de cuevas *Areias*, en Brasil, con 14 kilómetros de longitud y 28 especies troglobias registradas (Souza y Lopes, 2016). Conjuntamente, la presencia de chimeneas, fracturas e inundaciones a lo largo del año aumentan la comunicación entre la superficie y el ambiente subterráneo (Hawes, 1939; Connell, 1978; Prous, Lopes Ferreira y Martins, 2004; Simões et al., 2015). En las cuevas de la provincia del Napo, las inundaciones ocurren cuando llueve en la superficie, un hecho muy frecuente tomando en cuenta que se encuentran localizadas en la Amazonía y a las faldas de la Cordillera Real, por lo que es una zona de precipitaciones altas (entre 400 y 900 mm anuales con un máximo de 3000 mm; Laraque, Guyot y Pombosa, 2004). Las inundaciones frecuentes en el interior de las cuevas a lo largo del año traen consigo especies de la superficie y crea un disturbio que permite la colonización de aquellas que tienen mayor capacidad de dispersión, son más competitivas y aprovechan mejor los recursos en comparación con las especies troglobias (Hawes, 1939; Connell, 1978). Por último, es muy probable que el número de especies troglobias aumente si se exploran más cuevas en la provincia del Napo porque la composición de la fauna subterránea puede cambiar radicalmente de una cueva a otra debido al gran porcentaje de microendemismo que existe en las cuevas tropicales (Deharveng y Bedos, 2012). Por ejemplo, a principios del siglo XX se conocían seis especies estigobias en el sudeste asiático (Annandale, Brown y Gravely, 1913). En 1986, esta cifra se incrementó a 22 especies y en el 2012 a 122 especies (Gruner y Botosaneanu, 1986; Brancelj, Boonyanusith, Watiroyram, y Sanoamuang, 2013). Este aumento casi exponencial fue posible gracias a nuevos estudios en los que se incluyeron cuevas que no habían sido previamente exploradas. En consecuencia, a pesar de que las especies troglobias son raras en la provincia del Napo, esto podría cambiar si se toma en cuenta la riqueza a nivel regional.

En comparación con cuevas de climas templados, las cuevas de la provincia del Napo a lo mejor han sido recientemente colonizadas por los invertebrados debido a su reciente tiempo de formación, por lo tanto, no ha transcurrido el tiempo suficiente para que manifiesten adaptaciones que demuestren un cambio profundo hacia la vida subterránea (Howarth, 1980;

Sánchez-Cortez y Ortega, 2015). La mayoría de los organismos se encuentran, posiblemente, en las primeras etapas de aclimatación al ambiente subterráneo, en las que todavía están utilizando las adaptaciones previamente adquiridas por sus parientes de la superficie, lo que se puede aplicar para las especies troglógenas como el pez gato *Pimelodella transitoria* Miranda-Ribeiro, que mantiene poblaciones con pocos individuos en el sistema de cuevas *Areias* en Brasil (Trajano, 1991; Trajano y Carvalho, 2017). Algunos organismos pueden encontrarse en etapas más avanzadas (ajuste del sistema endócrino, alargamiento de apéndices, reducción de los ojos y despigmentación), de tal manera que pueden realizar su ciclo de vida completo en el interior de la cueva, lo que se puede aplicar tanto para especies troglófilas como troglóbias (Trajano y Carvalho, 2017). Un ejemplo es el pez *Chlorogaster agassizi* Putnam de la familia Amblyopsidae, que ha demostrado ser capaz de sobrevivir en condiciones de total oscuridad (Poulson, 1963). Este efecto, combinado con los depósitos de guano por parte de los murciélagos que aumentan considerablemente la entrada de energía, disminuyen las diferencias entre el ambiente subterráneo y la superficie, impiden que se cree un ambiente estable y oligotrófico, y dificultan la separación de linajes, necesario para la especiación y aparición de organismos troglóbios (Elliott, 2004; Galán, 2010; Simões et al., 2015).

La curva tradicional de acumulación de especies (de orden  $q=0$ ) muestra que la pendiente se acerca a una asíntota en Templo de Ceremonia, lo que significa que no se esperaría registrar especies adicionales, mientras que en Mayanchi y El Toglo la curva no se estabiliza porque se conforma de un mayor número de especies raras (Figura 4; Colwell, 1994). Para todas las cuevas en conjunto, la cobertura de muestreo fue casi total ( $E(C_m)=0.996$ ), pero el índice de Chao1 fue de 67 especies, doce más que las registradas.



**Figura 4. Curva tradicional de acumulación de especies.** Las curvas se basan en el tamaño de muestra de orden de diversidad  $q=0$  (datos crudos). Las líneas punteadas representan la trayectoria estimada de la curva a partir de los datos de diversidad disponibles. Las sombras que rodean a cada curva representan los intervalos de confianza del 95 %.

Probablemente algunos invertebrados que se deslizan, depredadores y troglobios no cayeron en las trampas *pitfall* por varias razones. Los artrópodos depredadores y que se deslizan pueden escapar fácilmente o son demasiado grandes para ser atrapados mediante este método, como arañas, opiliones y ciempiés (Foddai, Minelli y Pereira, 2002; Foddai, Schileyko y Minelli, 2002; Schileyko, 2002; Wynne et al., 2019). Otra razón son las bajas densidades poblacionales de algunos arácnidos (como escorpiones), lo que reduce las probabilidades de capturarlos (Lourenço, 2002). Los organismos troglobios son más sensibles a los cambios en su entorno y su comportamiento es más calmado en relación a sus parientes de la superficie debido a su bajo metabolismo (Vandel, 1966). Por ejemplo, se ha observado a los escarabajos troglobios *Leptodirus hochenwartii* Schmidt y *Anophthalmus schmidti* Sturm detenerse a examinar el borde de las trampas *pitfall*, y cuando están a punto de caer, súbitamente dar media vuelta y escapar (Kuřtor y Novak, 1980).

En cuevas, el método más efectivo para capturar estos grupos es recolecta manual (Wynne, Sommer, Howarth, Dickson y Voyles 2018). Sin embargo, las trampas *pitfall* son más efectivas para capturar invertebrados omnívoros, detritívoros y que no pueden ser detectados mediante recolecta manual porque poseen fototaxis negativa (como cucarachas e isópodos; Bell, Roth y Nalepa, 2007; Coleman, Crossley Jr. y Hendrix, 2018). La extracción selectiva de sustrato es una técnica efectiva para capturar invertebrados asociados al guano, hojarasca, materia orgánica en descomposición y bosques de plántulas (Wynne et al., 2019). Utilizar esta técnica podría revelar una diversidad importante de microartrópodos asociada a los bosques de plántulas y carcasas de frutos y semillas, los cuáles son comunes en las cuevas de la provincia del Napo (observación personal; Campbell et al., 2011). Por lo tanto, utilizar trampas *pitfall* incorporando recolectas manuales y extracción selectiva de sustrato podría completar este déficit de especies.

Conjuntamente, se debe considerar la frecuencia e intensidad de las salidas de campo realizadas y contrastarlos con otros estudios en los que se censó la fauna subterránea. Por ejemplo, en Brasil, la cueva *Toca do Gonçalo* es considerado *hot-spot* de la biodiversidad subterránea con 22 especies troglobias y 500 metros mapeados, la misma extensión de la cueva El Toglo (Sánchez-Cortez, 2017). La diferencia importante entre ambas cuevas reside en el número de investigadores, la mayor frecuencia y duración de las salidas de campo realizadas (ocho expediciones de seis horas en equipos de cuatro miembros; Souza y Lopes, 2016). En síntesis, mediante la aplicación de diferentes técnicas de muestreo y múltiples expediciones hacia las cuevas, se podría caracterizar por completo la diversidad subterránea de la provincia del Napo (Weinstein y Slaney, 1995; Gallão y Bichuette, 2015; Wynne et al., 2018).

La diversidad local o alfa (35 especies en promedio) es menor que la diversidad gamma o regional (55 especies). Según Culver y Sket (2000), este patrón se ha comprobado en cuevas de todo el mundo y se atribuye a varias características físicas. En general, la diversidad subterránea es baja en comparación con la superficie porque las condiciones agrestes del ambiente subterráneo seleccionan las especies capaces de colonizarlo y establecerse exitosamente (Sket, 1999). Este patrón parece ser más fuerte en las cuevas tropicales porque los afloramientos de calizas son reducidos y están fragmentados, consiguientemente no existe conectividad entre sistemas de cuevas y existe un alto

endemismo a nivel local (Deharveng y Bedos, 2000). Un buen ejemplo es la radiación de los milpiés de la familia Cambalopsidae, con más de 50 especies descubiertas en 56 cuevas repartidas en el sudeste Asiático (Golovatch, Geoffroy, Mauriès y Van den Spiegel, 2007a, 2007b y 2009). En el caso particular de las cuevas del Napo, la colonización de los invertebrados traídos por el río se produce rápidamente y depende de la composición de la comunidad del bosque que rodea a las cuevas, que cambia debido a la influencia de la variación espacial a nivel local, lo que a su vez cambia la composición de las comunidades de invertebrados entre las cuevas (Souza-Silva, Ferreira de Oliveira, Parentoni, y Lopes Ferreira, 2012; Myers et al., 2013; Simões et al., 2015). Por lo tanto, las interacciones entre la superficie y el ambiente subterráneo crean microhábitats distintos en cada cueva que pueden variar considerablemente la composición de especies de la fauna subterránea entre las cuevas de la provincia del Napo (Deharveng y Bedos, 2012).

## 5.2. NIVEL DE INTENSIDAD DEL ESPELEOTURISMO

Los resultados del ANOSIM utilizando el índice de Simpson indican que las diferencias entre comunidades no son significativas, por lo tanto, el efecto del espeleoturismo puede considerarse bajo ( $p > 0,05$ ; Tabla 2), no repercute en una diferencia ostensible en la composición de especies de las tres cuevas evaluadas.

**Tabla 2. Resultados del ANOSIM entre las comunidades de invertebrados utilizando el índice de Simpson.**

	Mayanchi	El Toglo	Templo
Mayanchi		0,5949	1
El Toglo	0,5949		0,3012
Templo	1	0,3012	

Los umbrales de significancia son 0.05 (significativas) y 0.01 (altamente significativas).

La hipótesis más probable es que los invertebrados se refugian en fisuras y oquedades dentro de la cueva durante las visitas, y retornan una vez que han finalizado (Cabidoche, 1969; Faille et al., 2014). Estos pequeños movimientos dentro de las cuevas fueron confirmados en el Neotrópico por Pellegrini y Ferreira (2012) durante la época de mayor afluencia de visitantes religiosos a la cueva *Lapa Nova*, en Brasil. Ellos observaron que los invertebrados se trasladaban a las áreas perimetrales de las áreas visitadas por los turistas porque funcionan como zonas de amortiguamiento, y después de la peregrinación retornaban a las zonas visitadas (Pellegrini y Ferreira, 2012). En el caso de la mayoría de las cuevas del Napo no existen migraciones tan grandes porque no reciben visitas masivas y no se construyen estructuras en la entrada o en el interior de la cueva (López, 2018). Sin embargo, esto podría ocurrir en la cueva de Jumandy porque cumple con las características antes mencionadas y tiene una gran extensión, por lo que debería ser estudiada individualmente. Aparte de la gran cantidad de turistas que reciben en los días festivos, en su interior se han instalado luces artificiales y se han construido columnas de cemento para soportar el sistema de tuberías y una bomba de agua para desviar el agua del río subterráneo y alimentar las piscinas del complejo turístico en la entrada de la cueva (Vega, 2015).

De las seis especies de invertebrados que posiblemente son troglobios, se encontraron cinco especies en el interior las cuevas Mayanchi y El Toglo (adicionalmente, se recolectó un pseudoscorpión y un coleóptero en la cueva El Toglo durante las salidas de campo preliminares), mientras que en la cueva Templo de Ceremonia sólo se encontraron dos especies (Tabla 1).

La menor riqueza de especies troglobias en la cueva Templo de Ceremonia podría indicar que el nivel de intensidad del espeleoturismo es alto. Sin embargo, este patrón puede ser causado por otros eventos ocurridos en el pasado que alteraron el funcionamiento natural del ecosistema subterráneo (Schneider, Christman, y Fagan, 2011; Zepon y Bichuette, 2017). La intervención del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca en 2011 para exterminar las poblaciones del vampiro común (*Desmodus rotundus*) durante un brote de rabia bovina en Ecuador eliminó localmente un número considerable de murciélagos frugívoros, nectarívoros e insectívoros (aproximadamente 500 individuos) en la cueva Templo de Ceremonia. Los individuos que sobrevivieron se desplazaron hacia otros refugios debido a la inhabitabilidad de la cueva (W. Grefa, comunicación personal, 8

diciembre de 2016; Ribadeneira, 2017). Prueba de ello es la baja diversidad de murciélagos que utilizan la cueva (cinco especies y 23 individuos) y los cadáveres de murciélagos encontrados en los sitios donde solían percharse (observación personal; López, 2018). Consecuentemente, disminuyó la entrada de recursos y la cantidad de microambientes habitables para las especies troglobias a causa de la falta de guano, por lo que posiblemente se extinguieron localmente. Las especies que habitaban la cueva Templo de Ceremonia seguirán siendo un misterio porque no se realizó un estudio de la composición faunística previo al exterminio.

Por otra parte, la cueva El Toglo y la cueva Mayanchi comparten cuatro de cinco especies troglobias: un colémbolo, un dipluro (Campodeidae sp. 1), un caracol y un pseudoscorpión (este último recolectado durante las salidas de campo preliminares en la cueva El Toglo; Tabla 1). Este hallazgo podría ser un indicador de que el manejo de la cueva El Toglo se acerca al turismo sostenible (Miller y Twining-Ward, 2006; Cigna, 2016). Este enunciado se sustenta en un estudio en cuevas de la región kárstica de Eslovaquia en el que compararon la composición de la comunidad de insectos del orden Collembola entre una cueva turística (*Gombasecká*) y dos cuevas no turísticas (*Stará* y *Nová Brzótinska*) y encontraron que las especies troglobias son muy similares entre las cuevas. La razón es que las condiciones se mantienen estables y sin perturbación porque las visitas turísticas no sobrepasan la capacidad de carga en la cueva *Gombasecká* (Barciová, Kováč, y Miklisová, 2010).

Dentro de todas las cuevas (Templo, El Toglo y Mayanchi), se encontró un colémbolo y un dipluro (Campodeidae sp. 1) troglobios (Tabla 1). Este hallazgo podría significar que no existe un exceso de recursos traídos por los turistas que puede desplazar a la fauna autóctona, especialmente los organismos troglobios, como se ha constatado con colémbolos en la cueva *Gombasecká* en Eslovaquia, y con coleópteros de la familia Carabidae en la cámara de la Verna en Francia, incluso pueden llegar a aprovechar los recursos depositados por los turistas en la cueva (Sket, 1977; Barciová et al., 2010; Faille et al., 2014). Se recolectó el mismo número de posibles especies troglobias en las zonas visitadas dentro de la cueva El Toglo y la cueva Mayanchi. Este descubrimiento apoya la hipótesis de que los invertebrados troglobios migran hacia partes de la cueva que no han sido explotadas por el turismo cuando hay un disturbio (Sket, 1977).

Tampoco existe una relación directa entre el tamaño de la cueva y el número de invertebrados troglobios, sin embargo, puede estar indirectamente relacionada con la diversidad de especies de murciélagos (Braack, 1989). López (2018) encontró que la diversidad de murciélagos es más alta en cuevas con mayor área en la provincia del Napo porque los murciélagos escogen cuevas más profundas como refugios puesto que la cantidad de cámaras que retienen la humedad es mayor (Brunet y Medellín, 2001; Torres-Flores, López-Wilchis y Soto-Castruita, 2012). A su vez, la permanencia de los murciélagos modifica el ambiente subterráneo. Por ejemplo, en la cueva El Tigre (México), la presencia de grandes colonias del murciélago mexicano de cola libre (*Tadarida brasiliensis* Geoffroy) produce fluctuaciones de la temperatura interna de la cueva. Se ha comprobado que la temperatura diaria varía en 5°C y desciende 3°C cuando los murciélagos salen para alimentarse (Twente, 1956; Constantine, 1958). Posiblemente, los invertebrados troglobios de las cuevas de la provincia del Napo están asociados con la presencia de murciélagos porque crea condiciones adecuadas para su desarrollo y utilizan el guano que depositan como fuente alimenticia (Chapman, 1986; Deharveng y Bedos, 2012). Consecuentemente, el buen manejo de la cueva por parte de la comunidad, la alta diversidad de murciélagos (cinco especies y 120 individuos) y el área de la cueva El Toglo podrían explicar por qué tiene una diversidad tan alta de invertebrados troglobios, mientras que el descenso en la diversidad de murciélagos provocada por el exterminio ejecutado por el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, los rituales shamánicos y el uso de velas durante las visitas turísticas en la cueva Templo de Ceremonia, podrían explicar por qué tiene una baja diversidad de murciélagos (cinco especies y 26 individuos) a pesar de que ambas cuevas tienen áreas similares (Anexo 1; Braack, 1989; López, 2018).

Estos descubrimientos denotan la sensibilidad de estas especies a las modificaciones en el ambiente subterráneo producido por actividades antrópicas y la posibilidad de utilizarlas como indicadores biológicos del nivel de intensidad del turismo (Carignan y Villard, 2002; Holt y Miller, 2010).

En términos de riqueza de especies, Mayanchi fue la cueva más diversa (40 morfoespecies), seguida de El Toglo (33) y Templo de Ceremonia (32). Este patrón ilustra como la diversidad desciende ligeramente, lo que podría estar sujeto al aumento en la intensidad del turismo. Sin embargo, el índice de Simpson

transformado en número efectivo de especies reveló que El Toglo (6.92) es la cueva más diversa y en la que existe menos dominancia, seguida de Templo (5.13) y Mayanchi (4.68). Este contraste revela que la estructura de la comunidad de invertebrados de la cueva Mayanchi es más estable y diversa, a pesar del número efectivo de especies inferior que denotan la dominancia más alta, porque ha alcanzado un equilibrio que permite la coexistencia de un mayor número de especies mediante diferencias ecológicas (como partición de hábitat o de dieta) para evitar el solapamiento de nichos, lo que se conoce como fraccionamiento tradicional de nicho (Chesson, 2000). Este mecanismo no requiere un disturbio que produzca un cambio en la estructura de la comunidad, y es posible porque las condiciones ambientales en el interior de la cueva son constantes (Juberthie, 1983; Chesson, 2000). Por ejemplo, en la cueva *Mae Lana* en el noroeste de Tailandia, a pesar de que dos especies de peces troglobios (*Schistura oedipus* Kottelat y *Cryptotora thamicola* Kottelat) se alimentan del mismo recurso (microorganismos y materia orgánica en descomposición), coexisten mediante partición de hábitat (Kottelat, 1988). *Schistura oedipus* prefiere las aguas calmadas del nivel freático del río subterráneo, mientras que *Cryptotora thamicola* se encuentra en los caudales más fuertes de los tributarios que desembocan en el río subterráneo principal (Trajano, 2001). Sin embargo, estas diferencias no son lo suficientemente marcadas para concluir que el turismo está provocando un efecto importante, y no concuerdan con los resultados esperados. Se esperaba que la composición de especies de invertebrados de la cueva El Toglo y la cueva Mayanchi sea parecida, porque en la primera el turismo es más controlado y en la segunda no se realiza ninguna actividad, por lo que ambas cuevas debían presentar valores similares de dominancia y riqueza de especies. Consecuentemente, otras variables están influenciando en las comunidades de invertebrados de las cuevas del Napo.

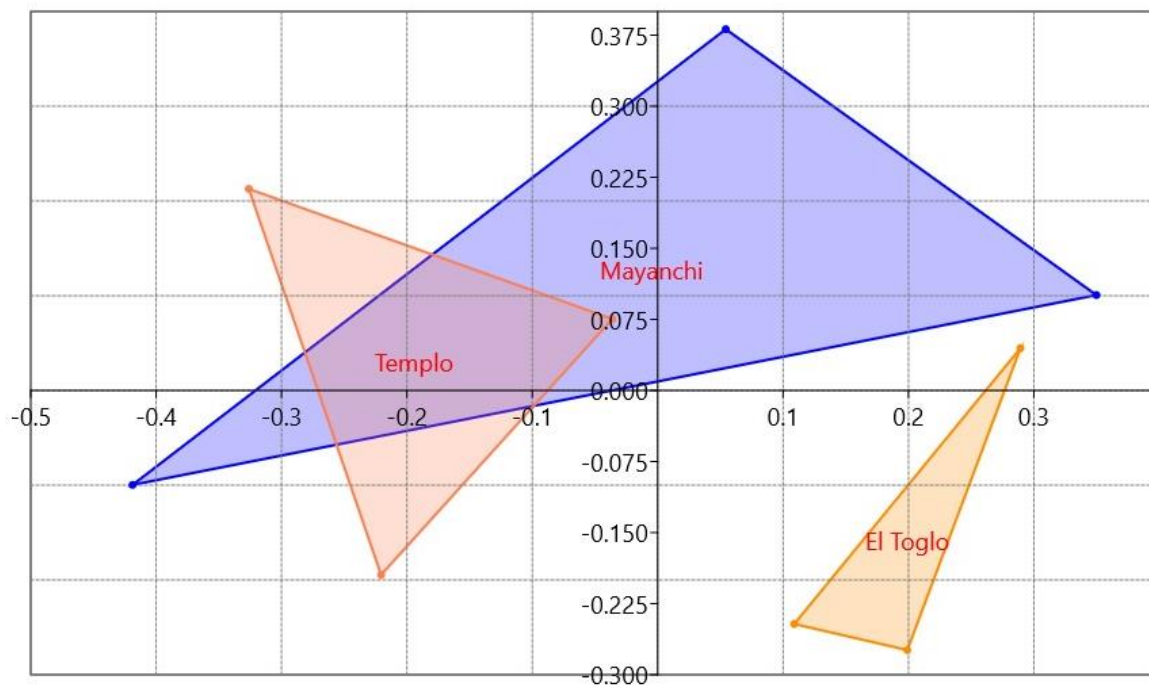
### **5.3. DIFERENCIAS ENTRE LAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS DE LAS CUEVAS**

Las diferencias entre las comunidades de invertebrados dentro de las cuevas estudiadas pueden atribuirse a varios factores físicos y biológicos que actúan en conjunto y en diferente magnitud con el turismo. Según Simões y colaboradores (2015) la característica física que más influye en la estructura de las comunidades de invertebrados en 55 cuevas kársticas en el estado de *Minas Gerais*, en Brasil

(Neotrópico) es el río perenne que atraviesa las cuevas (Junk, Bayley, y Sparks, 1989). Durante las lluvias, el aumento del cauce del río provoca inundaciones en el interior de la cueva que aumentan la zona de transición entre la tierra y el agua, creando disturbios que diezman las poblaciones de las especies más abundantes y evita que continúen las siguientes etapas de sucesión ecológica, manteniendo la diversidad, lo que concuerda con la hipótesis de disturbio intermedio (Roxburgh et al., 2004; Pellegrini y Ferreira, 2012).

Según esta hipótesis, la diversidad se mantiene por la frecuencia de eventos catastróficos (como terremotos, inundaciones, tormentas o surgimiento de plagas) que provocan el declive de las especies más dominantes y la colonización de especies menos competitivas, permitiendo su coexistencia en el tiempo y espacio (Connell, 1978). La constancia y estacionalidad de las lluvias de la Amazonía regula la frecuencia de las inundaciones en el ambiente subterráneo, pero el nivel de influencia del río puede variar e interactuar con otros factores (Simões et al., 2015). Probablemente, las cuevas El Toglo y Templo de Ceremonia tienen mayor número efectivo de especies que la cueva Mayanchi porque la influencia de las inundaciones es mayor, y el turismo puede aumentar la extensión y la magnitud del disturbio (van der Maarel, 1999; Roxburgh et al., 2004).

Por otra parte, según el NMDS utilizando el índice de Simpson, el polígono correspondiente a la cueva El Toglo se diferencia de los polígonos de las cuevas Templo de Ceremonia y Mayanchi (Figura 5). Este resultado es corroborado por el índice de Morisita-Horn, que muestra que la composición de la comunidad de El Toglo se parece en menos del 50 % con las comunidades de Templo de Ceremonia y Mayanchi (Tabla 3). Las características físicas que podrían explicar estas diferencias sobre la cueva El Toglo es la influencia del río subterráneo, la distancia y la diferencia de altitud con respecto a las cuevas Mayanchi y Templo de Ceremonia. La cueva El Toglo se encuentra en una depresión y a menor altitud, por esta razón los riachuelos que descienden por la montaña captan más agua y desembocan en el río que atraviesa la cueva, que recibe toda la descarga, como se ha comprobado en la cueva *Lapa da Fazenda Extrema I* localizada en la sabana brasileña (Anexo 1; Souza-Silva et al., 2012). Este fenómeno explicaría porque las inundaciones en la cueva El Toglo se producen súbitamente y con un mayor volumen de agua, que incluso pueden alcanzar el techo de la cueva (A. Castillo, comunicación personal, 28 de octubre 2016).



**Figura 5. Gráfico de NMDS utilizando el índice de Simpson.** La distancia entre los polígonos representa el grado de diferenciación mientras que el solapamiento muestra relaciones de parentesco en función de la riqueza y abundancia de especies.

**Tabla 3. Solapamiento entre las comunidades utilizando el índice de Morisita-Horn.**

	Mayanchi	El Toglo	Templo
Mayanchi	1	0,4402	0,8703
El Toglo	0,4402	1	0,4988
Templo	0,8703	0,4988	1

Los valores tienen un rango entre 0 y 1, que significan mayor diferenciación y parentesco, respectivamente.

La mayor intensidad de las inundaciones agudiza el efecto del disturbio, provocando un declive en las poblaciones de las especies más dominantes y permitiendo que otras especies menos competitivas aumenten sus poblaciones (Connell, 1978; Roxburgh, Shea, y Bastow, 2004). Esto podría aclarar por qué el promedio de las abundancias de los invertebrados terrestres que más aportan a las diferencias entre las comunidades (*Leiodidae* sp. 1 y *Aclodes leleupae* Chopard, responsables del 46 % de las diferencias) son más bajas en la cueva El Togo en comparación con las cuevas Mayanchi y Templo de Ceremonia según el SIMPER (Tabla 4).

**Tabla 4. Resultados del SIMPER utilizando el índice de Bray-Curtis.**

Morfoespecie	Porcentaje de contribución	Acumulativo	Abundancia promedio		
			Mayanchi	El Togo	Templo
<i>Leiodidae</i> sp. 1 (T)	25,67	25,67	130,00	31,00	145,00
<i>Aclodes leleupae</i> (T)	11,52	37,20	35,00	28,70	104,00
<i>Psychoda</i> sp. 1 (A)	9,66	46,85	0,33	70,00	0,00
Staphylinidae 1 (T)	8,17	55,03	49,30	7,00	15,00
<i>Hydraena</i> sp. 1 (A)	7,57	62,59	12,70	15,30	47,70
<i>Psychodidae</i> sp. 1 (T)	7,35	69,94	9,33	42,30	12,30
<i>Pangaeus moestus</i> (T)	5,34	75,28	26,00	6,33	1,00
<i>Cneoglossa</i> sp. 1 (A)	3,90	79,18	7,33	1,00	32,00
Paronellidae sp. 1 (T)	3,76	82,94	8,00	10,70	18,70
Phoridae sp. 1 (T)	1,92	84,86	5,33	3,33	21,00

Se enlistan las diez morfoespecies que más contribuyen a las diferencias entre las comunidades. (T), invertebrados terrestres; (A), invertebrados acuáticos.

También hay que considerar que entre la cueva El Toglo y las cuevas Templo de Ceremonia y Mayanchi se encuentra el río Misahuallí, el cual representa una barrera geográfica importante que impide el intercambio de especies entre los bosques que se encuentran alrededor en las cuevas, debido a la baja capacidad de dispersión de algunas de las especies de invertebrados que forman parte de la fauna subterránea (Figura 1; MacArthur y Wilson, 1967; Sket, 1999). Por último, en la cueva El Toglo se registró la diversidad más alta de murciélagos con cinco especies y 120 individuos, mientras que se encontraron cinco especies y 23 individuos en la cueva Templo de Ceremonia y cinco especies y 18 individuos en la cueva Mayanchi (López, 2018). Por lo tanto, existen más recursos disponibles depositados en forma de guano, carcasas de frutos y semillas (Braack, 1989). En resumen, las características físicas y la diversidad de murciélagos contribuyen a las diferencias entre la cueva El Toglo y las cuevas Templo de Ceremonia y Mayanchi.

Según el NMDS utilizando el índice de Simpson, las comunidades de Templo y Mayanchi son más similares entre sí, al punto que los polígonos se solapan (Figura 5). Este resultado coincide con el índice de Morisita-Horn, que muestra que la composición de las comunidades entre la cueva Mayanchi y Templo de Ceremonia se parecen en un 87 % (Tabla 3). La característica física que podría explicar esta similitud es la cercanía entre las cuevas. Como ambas cuevas geográficamente se ubican en la misma localidad (Archidona), son más cercanas entre sí en comparación con la cueva El Toglo (Tena). Por lo tanto, los invertebrados que colonizaron las cuevas de Templo de Ceremonia y Mayanchi provenían de bosques que probablemente estaban conectados (Figura 2; Myers et al., 2013). Al final, se seleccionaron las mismas especies de invertebrados entre ambas cuevas debido a la ausencia de una barrera geográfica importante que las separe (MacArthur y Wilson, 1967).

Sin embargo, las comunidades de invertebrados de las cuevas El Toglo, Templo de Ceremonia y Mayanchi comparten entre el 40 y el 53 % de las especies según el índice de Jaccard (Tabla 5). Uno de los mecanismos que explican estas relaciones de similitud es la gran capacidad de dispersión de algunos invertebrados que han colonizado todos los lugares con las condiciones adecuadas de humedad y oscuridad, entre ellos las cuevas, como ocurre con el amblipígido *Heterophrynus cervinus*, una especie ampliamente distribuida en las cuevas del Neotrópico

(incluyendo las cuevas de la provincia del Napo; MacArthur y Wilson, 1967; Barr, 1968; de Armas, Delgado Santa y Hoyos Velásquez, 2015).

**Tabla 5. Proporción de especies compartidas entre las comunidades según el índice de Jaccard.**

	Mayanchi	El Toglo	Templo
Mayanchi	1	0,4038	0,5319
El Toglo	0,4038	1	0,5116
Templo	0,5319	0,5116	1

Los valores tienen un rango entre 0 y 1, que significan mayor diferenciación y parentesco, respectivamente.

Otro mecanismo seleccionador son las inundaciones frecuentes durante el año debido a la presencia de un río perenne en cada una de las cuevas estudiadas (Bento et al., 2016). Durante las lluvias, el río acarrea especies de invertebrados del suelo de los bosques hacia el interior de la cueva, de las cuáles sólo sobreviven las especies que han desarrollado adaptaciones previas que les permitan consumir los recursos disponibles y eventualmente formar parte de la fauna subterránea (Schneider, Christman, y Fagan, 2011; Bento et al., 2016). Con el paso del tiempo, las inundaciones frecuentes seleccionan especies con características ecológicas similares, y se comparten entre las cuevas aquellas que tienen un rango de distribución amplio (Roxburgh et al., 2004; Simões et al., 2015). Adicionalmente, las condiciones ambientales (temperatura y humedad relativa) son similares entre las cuevas estudiadas, así como la presencia de murciélagos y el guano como sustrato predominante y la baja intensidad del turismo contribuyen a este efecto homogenizador (Anexo 1).

## 6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se obtuvo un compendio casi completo (de acuerdo con el índice de completitud) de la diversidad de los invertebrados de las cuevas estudiadas en la provincia del Napo (55 especies de las cuáles seis posiblemente son troglobias). Se recomienda mantener muestreos futuros utilizando trampas *pitfall* con técnicas de muestreo complementarias y más exitosas con otros grupos de invertebrados, como extracción selectiva de sustrato y recolectas manuales. De esta manera se puede obtener una muestra representativa que abarque una mayor proporción de la diversidad de invertebrados.

El efecto del espeleoturismo sobre la composición de invertebrados es bajo en las cuevas de la provincia del Napo porque no reciben visitas masivas (35 personas máximo) ni se construyen estructuras en el interior y en la entrada. Sin embargo, es necesario mantener un monitoreo constante de los invertebrados y comprometer a las comunidades a llevar un registro de los turistas que visitan las cuevas, para comprobar el estado de conservación de la fauna subterránea y detectar cualquier cambio causado por un aumento en la intensidad del turismo, usando los resultados del presente estudio como línea de base.

Dado que este es el primer estudio que evalúa el efecto del espeleoturismo sobre los invertebrados subterráneos para El Ecuador, los resultados pueden servir como línea de base para realizar otros estudios para comprobar que existe un movimiento de los invertebrados desde las zonas visitadas por los turistas hacia las zonas no visitadas. Para ello se recomienda escoger como área de estudio la cueva de Jumandy por su gran tamaño, la cantidad de turistas que reciben en días festivos y la construcción de infraestructura en la entrada y su interior.

Se recomienda elaborar instrumentos de capacitación de los invertebrados para los guías y dueños de las cuevas de la provincia del Napo, y comprometerlos en mantener los recorridos establecidos y un número controlado de personas durante las visitas turísticas y preservar el estado natural de las cuevas para evitar crear un impacto negativo sobre la fauna subterránea.

Las diferencias en la estructura de las comunidades de invertebrados se podrían explicar por diferencias en la influencia de las inundaciones en el interior de las cuevas, la presencia de murciélagos y barreras geográficas. Cuando el cauce

del río aumenta ciertas áreas de la cueva se inundan, creando un disturbio que reduce las poblaciones de las especies más abundantes y permite la colonización de especies provenientes de la superficie. Posiblemente, los invertebrados troglobios están asociados con la presencia de murciélagos porque modifican el ambiente subterráneo y depositan guano en grandes cantidades. En la cueva El Toglo, la influencia de las inundaciones y la diversidad de murciélagos son mayores, y está aislada de las cuevas Mayanchi y Templo de Ceremonia por una barrera geográfica importante como el río Misahuallí. Estas características físicas y biológicas hacen que la composición de la comunidad de invertebrados de la cueva El Toglo se diferencie más de las cuevas Mayanchi y Templo de Ceremonia.

Se recomienda monitorear el cauce del río y mantener el muestreo de invertebrados a lo largo del año en el interior de las cuevas para detectar cambios en la diversidad de la comunidad directamente ligados con la frecuencia, intensidad y duración de las inundaciones. También se recomienda caracterizar las entradas de agua y la topografía de la cueva para determinar si influyen directamente en el volumen de agua que ingresa a la cueva, y contrastar con datos de la estacionalidad de las lluvias en la superficie, para comprobar si el aumento de las inundaciones coincide con los períodos más lluviosos.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allemand, J. (2005). Espeleoturismo: La importancia de capacitar guías turísticos especializados. *Sociedad Argentina de Espeleología* (3), 2-3.
- Alonso, L., Pommier, T., Kaufmann, B., Dubost, A., Chapulliot, D., Doré, J. y Moëgne-Loccoz, Y. (2019). Anthropization level of Lascaux Cave microbiome shown by regional-scale comparisons of pristine and anthropized caves. *Molecular Ecology*, 28, 3383–3394.
- Annandale, N., Brown, J. y Gravely, F. (1913). The limestone caves of Burma and the Malay Peninsula. *Asiatic Society of Bengal*, 9, 391-423.
- Aspiras, A., Prasad, R., Fong, D., Carlini, D. y Angelini, D. (2012). Parallel reduction in expression of the eye development gene hedgehog in separately derived cave populations of the amphipod *Gammarus minus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 25 (5), 995–1001.
- Bahia, M. y Sampaio, M. (2005). *Turismo de aventura na região amazônica: desafios e potencialidades*. Aleph: São Paulo, 300.
- Baker, C. (2002). *A biological basis for management of glow-worm populations of ecotourism significance*. Gold Coast: Cooperative Research Center for Sustainable Tourism y Wildlife Tourism Research Report Series.
- Barciová, T., Kováč, L. y Miklisová, D. (2010). Impact of Tourism Upon Structure and Diversity of Collembola Assemblages (Hexapoda) – a Case Study of the Gombasecká Cave , Slovak Karst (Slovakia). *Acta Carsologica Slovaca*, 48 (2), 271–283.
- Barnard, G. (1992). Introduction to Pearson (1900): On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. En S. Kotz y N. Johnson (Eds.). *Breakthroughs in Statistics. Springer Series in Statistics (Perspectives in Statistics)*. New York: Springer.

- Barr, T. (1968). Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2, 35–102.
- Barragán, R., Christophoul, F., White, H., Baby, P., Rivadeneira, M., Ramírez, F. y Rodas, J. (2004). Estratigrafía secuencial del cretácico de la Cuenca Oriente del Ecuador. En P. Baby, M. Rivadeneira, R. Barragán (Eds.). *La Cuenca Oriente: Geología y petróleo* (pp 45-68). Lima: Travaux de l'Institut Francais d'lttudes Andines.
- Beermann, A., Jay, D., Beeman, R., Hulskamp, M., Tautz, D. y Jurgens, G. (2001). The Short antennae gene of *Tribolium* is required for limb development and encodes the orthologue of the *Drosophila* Distal-less protein. *Development*, 128, 287–297.
- Begon, M., Colin, T. y Harper, J. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Bell, W., Roth, L. y Nalepa, C. (2007). *Cockroaches: Ecology, behavior and natural history*. Johns Hopkins University Press, Baltimore: 248 p.
- Bento, D., Ferreira, R., Prous, X., Souza-Silva, M., Bellini, B. y Vasconcellos, A. (2016). Seasonal variations in cave invertebrate communities in the semiarid Caatinga, Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 78 (2), 61–71.
- Bichuette, M., Rantin B., Hingst-Zaher E. y Trajano, E. (2015). Geometric morphometrics throws light on evolution of the subterranean catfish *Rhamdiopsis krugi* (Teleostei: Siluriformes: Heptapteridae) in eastern Brazil. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114, 136–151.
- Biswas, J., Shrotriya, S., Rajput, Y. y Sasmal, S. (2011). Impacts of Ecotourism on Bat Habitats in Caves of Kanger Valley National Park, India. *Research Journal of Environmental Sciences*, 5 (9), 752-762.
- Braack, L. (1989). Arthropod inhabitants of a tropical cave “Island” environment provisioned by bats. *Biological Conservation*, 48 (2), 77–84.
- Brancelj, A., Boonyanusith, C., Watiroyram, S. y Sanoamuang, L. (2013). The groundwater-dwelling fauna of South East Asia. *Journal of Limnology*, 72 (52), 327–344.

- Bray, J. y Curtis, J. (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325-349.
- Brook, B., Sodhi, N. y Ng, P. (2003). Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, 424 (6947), 420-423.
- Brunet, A. y Medellín, R. (2001). The species–area relationship in bat assemblages of tropical caves. *Journal of Mammalogy*, 82 (4), 1114-1122.
- Buckley, R. (2010). *Conservation Tourism*. Gold Coast: Griffith University.
- Burneo, S., Proaño, M. y Tirira, D. (Eds.). (2015). *Plan de acción para la conservación de los murciélagos del Ecuador*. Quito: Programa para la Conservación de los Murciélagos del Ecuador y Ministerio del Ambiente.
- Cabidoche, M. (1963). Note sur la périodicité saisonnière d'activité d'une population de Coléoptères troglobies (Aphaenops et Hydraphaenops). *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences*, 256, 4991–4993.
- Cabidoche, M. (1969). Localisation des Trechinae troglobies (Col.Trech.) dans le massif de la Pierre Saint-Martin (Basses-Pyrénées). *Annales de Spéléologie*, 24, 177–181.
- Campbell, J., Woods, M., Ball, H., Pirkle, R., Carey, V. y Ray C. (2011). Terrestrial macroinvertebrates captured with a baited ramp-pitfall trap from five limestone caves in North Alabama and Georgia (USA) and their association with soil organic matter. *Journal of Natural History*, 45, 2645-2659.
- Carignan, V. y Villard, M. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environmental Monitoring and Assessment* (78), 45–61.
- Chao, A. (1984). Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265–270.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation : standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93 (12), 2533–2547.

- Chapman, P. (1980). The biology of caves in the Gunung Mulu National Park, Sarawak. *Transactions of the British Cave Research Association*, 7, 141-149.
- Chapman, P. (1986). Non-relictual cavernicolous invertebrates in tropical Asian and Australasian caves. *Proceedings of the 9th International Congress of Speleology, Barcelona (Spain)*, 2, 161-163.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343-366.
- Cigna, A. (2012). The Problem of Lampenflora in Show Caves. *Acta Carsologica Slovaca*, 50 (1), 5–10.
- Cigna, A. (2016). Tourism and show caves. *Zeitschrift Für Geomorphologie, Supplementary Issues*, 60, 217–233.
- Clarke, K. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* (18), 117–143.
- Coleman, D., Crossley Jr., D. y Hendrix, P. (2018). Secondary production: Activities of heterotrophic organisms-the soil fauna. En D. Coleman, M. Callaham Jr. y D. Crossley Jr. *Fundamentals of Soil Ecology, 3<sup>rd</sup> Edition* (pp. 77-171). Academic Press: San Diego.
- Colwell, R., Mao C. y Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* (85), 2717-2727.
- Colwell, R. y Coddington, J. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 345, 101–118.
- Connell, J. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Constantin, S., Toulkeridis, T., Moldovan, O., Villacís, M., y Addison, A. (2019). Caves and karst of Ecuador: state of the art and research perspectives. *Physical Geography*, 40 (1), 28–51.
- Constantine, D. (1958). Bleaching of hair pigments in bats by the atmosphere in

- caves. *Journal of Mammology*, 39, 513-520.
- Culver, D. y Pipan, T. (2009). *The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats*. Oxford: Oxford University Press.
- Culver, D. y Sket, B. (2000). Hot spots of subterranean biodiversity in caves and wells. *Journal of Cave and Karst Studies*, 62, 11–17.
- Culver, D. y Sket, B. (2002). Biological monitoring in caves. *Acta Carsologica*, 31, 55-64.
- Culver, D. y Wilkens, H. (2000). Critical review of relevant theories of the evolution of subterranean animals. En H. Wilkens, D. Culver y W. Humphreys (Eds.). *Ecosystems of the World 30: Subterranean Ecosystems* (pp. 381–397). Amsterdam: Elsevier Press.
- de Armas, L., Delgado Santa, L. y Hoyos Velásquez, D. (2015). Presencia de *Heterohrynus cervinus* Pocock, 1894 (Amblypygi: Phryniidae) en la Amazonia colombiana. *Revista Ibérica de Aracnología*, 26 (26), 91–92.
- Deharveng, L. y Bedos, A. (2000). The cave fauna of Southeast Asia. Origin, evolution and ecology. En H. Wilkens, D. Culver y W. Humphreys (Eds.). *Ecosystems of the world: 30 subterranean ecosystems* (pp. 603-632). Amsterdam: Elsevier.
- Deharveng, L. y Bedos, A. (2012). Diversity patterns in the tropics. En W. White y D. Culver. (Eds.). *Encyclopedia of Caves, Second edition* (pp. 238-250). Paris: Elsevier.
- Elliott, W. (2004). Protecting caves and cave life. En D. Culver y W. White (Eds.). *Encyclopedia of caves* (pp 458–467). San Diego: Elsevier Academic Press.
- Ellison, A. (2010). Partitioning diversity. *Ecology*, 91 (7), 1962-1963.
- Emerson, J. y Roark, A. (2009). Composition of guano produced by frugivorous, sanguivorous, and insectivorous bats. *Acta Chiropterologica*, 9, 261–267.
- Eriksson, G., Namkoong, G. y Roberds, J. (1993). Dynamic gene conservation for uncertain futures. *Forest Ecology and Management* (62), 15-37.

- Espinasa, L., Robinson, J., Soares, D., Hoese, G., Toulkeridis, T. y Toomey, R. (2018). Troglomorphic features of *Astroblepus pholeter*, a cavefish from Ecuador, and possible introgressive hybridization. *Subterranean Biology*, 27, 17–29.
- Faille, A., Bourdeau, C. y Deharveng, L. (2014). Weak impact of tourism activities on biodiversity in a subterranean hotspot of endemism and its implications for the conservation of cave fauna. *Insect Conservation and Diversity* (21), 1–11.
- Fennell, D. (1999). *Ecotourism: An Introduction*. Routledge: New York.
- Ferreira, R. y Horta, L. (2005). Natural and human impacts on invertebrate communities in Brazilian caves. *Revista Brasileira de Biologia*, 61 (1), 7–17.
- Foddai, D., Minelli, A. y Pereira, L. (2002). Geophilomorpha. En J. Adis (Eds.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification keys to all classes, orders, families, some genera and lists of known terrestrial species* (pp. 459-474). Pensoft: Moscow.
- Foddai, D., Schileyko, A. y Minelli, A. (2002). Lithobiomorpha. En J. Adis (Eds.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification keys to all classes, orders, families, some genera and lists of known terrestrial species* (pp. 475-478). Pensoft: Moscow.
- Galán, C. (1995). Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* (29), 2-38.
- Galán, C. (2010). Evolución de la fauna subterránea: mecanismos y procesos que explican el origen de las especies troglobias. *Sociedad Venezolana de Espeleología, Sociedad de Ciencias Aranzadi, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas*, 44, 1–31.
- Gallão, J. y Bichuette, M. (2015). Taxonomic distinctness and conservation of a new high biodiversity subterranean area in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87, 209-217.
- Genoud, M., Bonaccorso, F. y Anends, A. (1990). Rate of metabolism and

temperature regulation in two small tropical insectivorous bats (*Peropteryx macrotis* and *Natalus tumidirostris*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 97 (2), 229-234.

Gibert, J., Stanford, J., Dole-Olivier, J. y Ward, J. (1994). Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. En J. Gibert, D. Danielopol y J. Stanford (Eds.). *Groundwater Ecology* (pp. 7–40). San Diego: Academic Press.

Gnaspino, P. (1996). Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Zoology*, 239, 417-435.

Golovatch, S., Geoffroy J., Mauriès, J., Van den Spiegel, D. (2007a). Review of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847, with descriptions of new species from Southeast Asia (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). Part 1. The granulatus-group. *Zoosystema*, 29 (1), 7-49.

Golovatch, S., Geoffroy, J., Mauriès, J. y Van den Spiegel, D. (2007b). Review of the millipede genus *Glyphiulus* Gervais, 1847, with descriptions of new species from Southeast Asia (Diplopoda: Spirostreptida: Cambalopsidae). Part 2. The javanicus-group. *Zoosystema*, 29 (3), 417-456.

Golovatch, S., Geoffroy, J., Mauriès, J. y Van den Spiegel, D. (2009). Review of the millipede family Haplodesmidae Cook, 1895, with descriptions of some new or poorly-known species (Diplopoda, Polydesmida). *ZooKeys*, 7, 1-53.

Good, I. (1953). The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* (40), 237–264.

Gruner, H. y Botosaneanu, L. (Eds.) (1986). *Stygofauna mundi. A faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial)*. Berlin: Mitteilungen aus dem Museum Naturkunde in Berlin. Zoologisches Museum und Institut Spezielle Zoologie.

Gunn, J. (Eds.). (2004). *Encyclopedia of caves and karst science*. New York: Fitzroy Dearborn.

- Hammer, Ø. (2020). PAST: *Paleontological Statistics. Version 4.0. Reference manual*. Oslo: Natural History Museum, University of Oslo.
- Hawes, R. (1939). The flood factor in the ecology of caves. *The Journal of Animal Ecology*, 8, 1-5.
- Herschler, R. y Velkovrh, F. (1993). A new genus of hydrobiid snails (Molusca: Gastropoda: Prosobranchia: Rissooidea) from Northern South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 106 (1), 182–189.
- Hill, M. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427-432.
- Hoese, G., Addison, A., Toulkeridis, T. y Toomey, R. (2015). Observation of the catfish *Chaetostoma microps* climbing in a cave in Tena, Ecuador. *Subterranean Biology*, 15 (1), 29–35.
- Holt, E. y Miller, S. (2010). Bioindicators: Using Organisms to Measure Environmental Impacts. *Nature Education Knowledge*, 3 (10), 8 pp.
- Horn, H. (1966). Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *JSTOR: The American Society of Naturalists*, 100, 419-424.
- Howarth F. (1980). The zoogeography of specialized cave animals: a bioclimatic model. *Evolution*, 28, 365–89.
- Hubp, J. (2011). *Diccionario Geomorfológico*. México D.F.: UNAM, Instituto de Geografía.
- Jaccard, P. (1908). Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles*, 44 (163), 223-270.
- Juberthie C. (1983). Le milieu souterrain: étendue et composition. *Mémoires de Biospéologie*, 10: 17–65.
- Junk, J., Bayley B. y Sparks, E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publications Fisheries Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- Katz, A., Taylor, S., Soto-Adames, F., Addison, A., Hoese, G., Sutton, M. y

- Toulkeridis, T. (2016). New records and new species of springtails (Collembola: Entomobryidae, Paronellidae) from lava tubes of the Galápagos Islands (Ecuador). *Subterranean Biology*, 25 (17), 77–120.
- Koch, A. (2001). Oligotrophs versus copiotrophs. *BioEssays*, 23 (7), 657–61.
- Kottelat, M. (1988). Two species of cavefishes from Northern Thailand in the genera *Nemacheilus* and *Homaloptera* (Osteichthyes: Homalopteridae). *Records of the Australian Museum*, 40, 225-231.
- Krohne, D. (2016). *Ecology, evolution, application, integration*. New York: Oxford University Press.
- Kuštor, V. y Novak, T. (1980). Individual differences in trapping activity of two underground beetle species. *Mémoires de Biospéologie*, 7, 77-84.
- Laraque, A., Guyot, J. y Pombosa, R. (2004). Hidroclimatología del Oriente e hidrosedimentología de la cuenca del Napo. En P. Baby, M. Rivadeneira, y R. Barragán (Eds.). *La Cuenca Oriente: Geología y petróleo* (pp. 131–151). Lima: Travaux de l'Institut Français d'Etudes Andines.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology. 2ª Edición*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Leleup, N. (1956). La faune cavernicole du Congo belge et considérations sur les coleópteres reliques d'Afrique intertropicale. *Annales du Musée du Congo Belge-Sciences Zoologiques*, 46, 1-170.
- Leleup, N. (1967). Existence d'une faune cryptique relictuelle aux Iles Galápagos. *Noticias de Galápagos*, 5 (6), 4–16.
- Leleup, N. (1976). Les implications de l'existence d'éléments rélictuels parmi la faune entomologique cryptique des Iles Galápagos. *Annales de la Société entomologique belge*, 112, 90–99.
- Leleup, N. y Leleup, J. (1970). Mission zoologique belge aux iles Galápagos et Equateur. Resultats scientific. *Koninklijk Museum Voor Midden-Africa. Tervuren*, 11-34.

- López, D. (2018). *Caracterización de comunidades de murciélagos en cuevas de Napo, Ecuador y posibles efectos del espeleoturismo* (Disertación de pregrado). Pontificia Univesidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Lourenço, W. (2002). Scorpiones. En J. Adis (Eds.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification keys to all classes, orders, families, some genera and lists of known terrestrial species* (pp. 399-438). Pensoft: Moscow.
- Lujan N., Winemiller K. y Armbruster J. (2012). Cryptic trophic radiation within a hyperdiverse catfish lineage. *BioMed Central Evolutionary Biology*, 12 (124), 1–12.
- MacArthur, R. (1972). *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton: Princeton University Press.
- MacArthur, R. y Wilson, E. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Magurran, A. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing.
- Margalef, R. (1980). *Ecología*. Barcelona: Omega.
- Martin, J. (1977). *Collecting, preparing and preserving insects, mites and spiders. Part 1. The Insects and Arachnids of Canada*. Kromar Printing Ltd: Québec, 182.
- Martin-Solano, S., Toulkeridis, T., Addison, A. y Pozo-Rivera, W. (2016). Predation of *Desmodus rotundus* Geoffroy, 1810 (Phyllostomidae, Chiroptera) by *Epicrates cenchria* (Linnaeus, 1758) (Boidae, Reptilia) in an Ecuadorian Cave. *Subterranean Biology*, 19, 41–50.
- McCune, B. y Grace, J. (2002). *Analysis of Ecological Communities*. Oregon: MjM Software Design.
- Menna-Barreto L. y Trajano E. (2015). Biological Rhythmicity in Subterranean Animals: A Function Risking Extinction? En R. Aguilar-Roblero, M. Díaz-Muñoz, M. Fanjul-Moles (Eds.). *Mechanisms of Circadian Systems in Animals and Their Clinical Relevance*. Cham: Springer.

- Menzel, R. (1979). Spectral Sensitivity and Color Vision in Invertebrates. En H. Autrum (Eds.). *Comparative Physiology and Evolution of Vision in Invertebrates. A: Invertebrate Photoreceptors* (pp. 503–580). Berlin: Springer-Verlag.
- Merritt, D. y Clarke, A. (2013). The impact of cave lighting on the bioluminescent display of the Tasmanian glow-worm *Arachnocampa tasmaniensis*. *Journal of Insect Conservation*, 17 (1), 147–153.
- Miller, G. y Twining-Ward, L. (2006). *Monitoring for a Sustainable Tourism Transition: The Challenge of Developing and Using Indicators*. Cambridge: CABI Publishing.
- Mitchell, R. (1969). A comparison of temperate and tropical cave communities. *Southwestern Naturalist*, 14, 73-88.
- Monroe, J., Wicander, R. y Pozo, M. (2008). *Geología. Dinámica y evolución de la Tierra*. Madrid: Cengage Learning Paraninfo S.A.
- Morales Álvarez, L. y González, E. (1986). Notas ecológicas de *Heterophrynus cervinus* Pocock (Arachnida, Amblypygi: Phrynidae) en el ecosistema Cueva del Indio. *Revista de La Universidad de La Salle*, 12 (6), 67–79.
- Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe de UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Muscarella, R. y Fleming, T. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological Reviews*, 82 (4), 573–590.
- Myers, J, Chase, J., Jiménez, I., Jørgensen, P., Araujo-Murakami, A., Paniagua-Zambrana, N. y Seidel, R. (2013). Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. *Ecology Letters*, 16 (2), 151–157.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., Fonseca, G. y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853–858.

- Okonkwo, E., Afoma, E. y Martha, I. (2017). Cave tourism and its implications to tourism development in Nigeria: a case study of Agu-Owuru cave in Ezeagu. *International Journal of Research in Tourism and Hospitality*, 3 (3), 16–24.
- Oosting, H. y Hess, D. (1956). Microclimate and a relic stand of *Tsuga canadensis* in the lower piedmont of North Carolina. *Ecology*, 37 (1), 28-39.
- Paksuz, S. y Özkan, B. (2012). The protection of the bat community in the Dupnisa cave system, Turkey, following opening for tourism. *Oryx*, 46 (1), 130-136.
- Palmer, A. (2012). *Geología de Cuevas*. Dayton: Cave Books.
- Pavan, C. (1945). Os peixes cegos das cavernas de Iporanga e a evolução. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Biologia Geral*, (6) 79, 1–104.
- Pearson, K. (1900). On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling. *Philosophical Magazine*, 50 (302), 157–175.
- Peck, S. (1976). The effect of cave entrances on the distribution of cave - inhabiting terrestrial arthropods. *International Journal of Speleology*, 14, 1–8
- Peck, S. (1984). The invertebrate fauna of tropical American caves, Part 6: Jumandi cave Ecuador. *International Journal of Speleology (Edizione Italiana)*, 9, 309-321.
- Pellegrini, T. y Ferreira, R. (2012). Management in a neotropical show cave: Planning for invertebrates conservation. *International Journal of Speleology*, 41 (2), 359–366.
- Pielou, E. (1975). *Ecological diversity*. New York: John Wiley & Sons.
- Polak, S. (2005). Importance of discovery of the first cave beetle *Leptodirus hochenwartii* Schmidt, 1832. *Endins*, (28), 71-80.
- Prous, X., Ferreira, R. y Martins, R. (2004). Ecotone delimitation: Epigeal-hypogean transition in cave ecosystems. *Austral Ecology*, 29 (4), 374–382.

- Racovitza, E. (1907). Essai sur les problèmes biospéologiques. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, 4<sup>a</sup> serie, 6*, 371–488.
- Real, R. y Vargas, J. (1996). The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic biology, 45* (3), 380-385.
- Ribadeneira, A. (2017). *Caracterización de la riqueza y diversidad de murciélagos en cuevas de la provincia del Napo, mediante llamadas de ecolocación* (Disertación de pregrado). Pontificia Univesidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Rindam, M. (2014). Cave Tourism: The Potential of Asar Cave as a Natural Tourism Asset at Lenggong Valley, Perak. *SHS Web of Conferences, 12*, 1014.
- Robbins, H. (1968). Estimating the total probability of the unobserved outcomes of an experiment. *Annals of Mathematical Statistics, (39)*, 256–257.
- Rojas, D. y Paredes, J. (2013). *Compendio de Geología general*. Lima: Macro Empresa Editora.
- Rosenzweig, M. (1995). *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roxburgh, S., Shea, K. y Bastow, J. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology, 85* (2), 359–371.
- Sánchez-Cortez, J. (2017). *Guía Espeleológica de la provincia de Napo*. Tena: Gobierno Autónomo Descentralizado de la Provincia de Napo; Universidad Regional Amazónica IKIAM, Sociedad Científica Espeleológica Ecuatoriana (ECUCAVE), Geoparque Napo-Sumaco.
- Sánchez-Cortez, J. y Ortega, L. (2015). Perspectivas para el uso y aprovechamiento de cavidades naturales en la provincia del Napo, a partir de procesos educativos, investigativos y turísticos. En T. Toulkeridis y A. Addison (Eds.). *3er Simposio Internacional de Espeleología en el Ecuador-Boletín Científico* (pp. 88-103.). Tena: Editorial ESPE.
- Santos, F. (1998). *Estudo da atividade locomotora do opilião subterrânea*

- Goniosoma spelaeum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) (Disertación de maestría). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Schileyko, A. (2002). Scolopendromorpha. En J. Adis (Eds.). *Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification keys to all classes, orders, families, some genera and lists of known terrestrial species* (pp. 479-500). Pensoft: Moscow.
- Schneider, K., Christman, M. y Fagan, W. (2011). The influence of resource subsidies on cave invertebrates: Results from an ecosystem-level manipulation experiment. *Ecology*, 92 (3), 765–776.
- Shapiro, J. y Pringle, A. (2010). Anthropogenic influences on the diversity of fungi isolated from caves in Kentucky and Tennessee. *The American Midland Naturalist*, 163 (1), 76–86.
- Simões, M., Souza-Silva, M. y Lopes Ferreira, R. (2015). Cave physical attributes influencing the structure of terrestrial invertebrate communities in Neotropics. *Subterranean Biology*, 16, 103–121.
- Sket, B. (1977). Gegenseitige Beeinflussung der Wasserpollution und des Höhlenmilieus. *Proceedings of the 6th International Congress of Speleology*, 5, 253–262.
- Sket, B. (1979). Fauna in the caverna de Jumandi. *Nase Jame*, 20, 85–91.
- Sket, B. (1999). The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. *Biodiversity Conservation*, 8 (10), 1319- 1338.
- Smith, T. y Smith, R. (2009). *Elements of Ecology, Eighth Edition*. Lake Ave: Pearson Benjamin Cummings.
- Snow, B. (1979). The oilbirds of Los Tayos. *The Wilson Bulletin*, 91 (3), 457-461.
- Souza, M. y Lopes, R. (2016). The first two hotspots of subterranean biodiversity in South America. *Subterranean Biology*, 19 (1), 1–21.
- Souza-Silva, M., Ferreira de Oliveira, L., Parentoni, R. y Lopes Ferreira, R. (2012). Transport and consumption of organic detritus in a neotropical limestone

cave. *Acta Carsologica*, 41 (1), 139–150.

Stronza, A. y Gordillo, J. (2008). Community views of ecotourism. *Annals of Tourism Research*, 35 (2), 448-468.

Suárez, R. (2012). Geología: Procesos Kársticos. Recuperado de <http://geouap.blogspot.com/p/procesos-karsticos.html>.

Sugg, D. (1996). Measuring Biodiversity. En R. Jongman, C. ter Braak y O. van Tongeren (Eds.). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology* (pp. 91-173). Pudoc: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.

Summers, D. (Noviembre, 2012). Una palabra muy importante. En Boletín Informativo del Presidente de International Show Caves Association (ISCA) No. 16. Conference of the International Show Cave Association in Greece. Grecia, Turquía.

Thinès, G. y Tercafs, R. (1972). Atlas de la vie souterraine. En A. de Visscher y J. Gunn (Eds.). *Encyclopedia of Caves and Karst Science*. New York: Fitzroy Dearborn.

Thomas, B. (1999). Steatornithidae (Oilbird) En: J. del Hoyo, En A. Elliott y J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the birds of the world. Volume 5: Barn-owls to Hummingbirds*. España: Lynx Editions.

Torres, G., Allemand, J., Loyza, L., Federiconi, G., Antonietti, F., Howard, G. y Lipps, E. (2003). En Monitoreo ambiental en cavernas de Cuchillo Cura, Las Lajas Neuquén. Propuesta para la determinación de la capacidad de carga turística. VIa Congress Society of Environmental Toxicology and Chemistry. Buenos Aires, Argentina.

Torres-Flores, J., López-Wilchis, R. y Soto-Castruita, A. (2012). Dinámica poblacional, selección de sitios de percha y patrones reproductivos de algunos murciélagos cavernícolas en el oeste de México. *Revista de Biología Tropical*, 60 (3), 1369-1389.

Toulkeridis, T., Addison, A., Constantin, S., Winkler, E., Toomey III, R., Osburn, R. y Simón Baile, D. (2015). Espeleología en Tena, Napo. Un breve inventario geológico y cartográfico. En T. Toulkeridis, S. Constantin, y A. Addison

- (Eds.). *3er Simposio Internacional de Espeleología en el Ecuador–Tena. Boletín Científico* (pp. 26-67). Sangolquí: Imprenta de la Universidad de las Fuerzas Armadas–ESPE.
- Trajano, E. (1991). Populational ecology of *Pimelodella kronei*, troglobitic catfish from southeastern Brazil (Siluriformes, Pimelodidae). *Environmental Biology of Fishes* 30, 407–21.
- Trajano, E. (2000). Cave faunas in the Atlantic tropical rain forest: Composition, ecology and conservation. *Biotropica*, 32, 882–893.
- Trajano, E. (2001). Ecology of subterranean fishes: an overview. *Environmental Biology of Fishes*, 62, 133–160.
- Trajano, E. (2012). Ecological classification of subterranean organisms. En W. White y D. Culver (Eds.). *Encyclopedia of Caves*. Waltham: Academic Press.
- Trajano, E. y Carvalho, M. (2017). Towards a biologically meaningful classification of subterranean organisms: a critical analysis of the Schiner-Racovitza system from a historical perspective, difficulties of its application and implications for conservation. *Subterranean Biology*, (22), 1-26.
- Twente, J. (1956). Ecological observations on a colony of *Tadarida mexicana*. *Journal of Mammology*, 37, 42-47.
- van der Maarel, E. (1999). Some remarks on disturbance and its relations to diversity. *Journal of Vegetation Science*, 4 (6), 733–736.
- Vandel, A. (1966). Biospeleology, the biology of cavernicolous animals. *American Midland Naturalist*, 75 (2), 541-542.
- Vega, M. (2015). *Evaluación de la sostenibilidad del espeleoturismo en las cuevas ubicadas dentro de la Zona de Cotundo, Provincia del Napo* (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Walrond, C. (2007). Caving – Te Ara Encyclopedia of New Zealand. Disponible en: <https://teara.govt.nz/en/caving/page-3>.
- Weinstein, P. y Slaney, D. (1996). Leaf litter traps for sampling Orthopteroid insects

in tropical caves. *Journal of Orthoptera Research*, 5, 51-52.

Wesche, R. (1996). Developed country environmentalism and indigenous community controlled ecotourism in the Ecuadorian Amazon. *Geographische Zeitschrift*, 84, 157-168.

Wetzel, R. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems*. 3<sup>rd</sup> Edition (p.700). London: Academic Press.

Whittaker, R. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2-3), 213-251.

Wilkens, H. Culver, D. y Humphreys, W. (Eds.). (2000). *Subterranean Ecosystems*. Amsterdam: Elsevier.

Wynne, J., Howarth, F., Sommer, S. y Dickson, G. (2019). Fifty years of cave arthropod sampling: techniques and best practices. *International Journal of Speleology*, 48 (1), 33–48.

Wynne, J., Sommer, S., Howarth, F., Dickson, B. y Voyles, K. (2018). Capturing arthropod diversity in complex cave systems. *Diversity and Distributions*, 24, 1478-1491.

Zepon, T. y Bichuette, M. (2017). Influence of substrate on the richness and composition of Neotropical cave fauna. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89, 1615-1628.

## 8. ANEXOS

### Anexo 1. Glosario.

**Alóctono:** que se desplazan hacia un sitio distinto del que se originan (Hubp, 2011).

**Arenisca:** roca sedimentaria constituida por granos de arena consolidados (Hubp, 2011).

**Bioespeleólogo/a:** Científico especializado en el estudio de las formas de vida dentro de las cuevas (Hubp, 2011).

**Caliza:** Roca sedimentaria que puede estar constituida principalmente por calcita o por residuos de organismos con alto contenido de calcio (Hubp, 2011).

**Copiotrófico:** ambiente rico en nutrientes (Koch, 2001).

**Detritívoro:** Que se alimenta de materia orgánica en descomposición (Wetzel, 2001).

**Diversidad subterránea:** Es la suma de todas las especies que forman parte de la fauna subterránea: troglóxenos, troglófilos y troglóbios (Trajano y Carvalho, 2017).

**Espeleotema:** Depósitos formados por la acumulación de carbonato de calcio en el techo, piso y laderas del interior de las cuevas kársticas (Hubp, 2011).

**Extracción selectiva de sustrato:** Remoción directa de material del suelo y recolecta inmediata de su fauna asociada (Wynne et al., 2019).

**Fototaxis negativa:** Movimiento en la dirección opuesta de una fuente de luz (Menzel, 1979).

**Fraccionamiento tradicional de nicho:** Mecanismo que explica la coexistencia de varias especies mediante estrategias para evitar la competencia como diferencias en el comportamiento o en la manera de adquirir los recursos (Chesson, 2000).

**Guano:** Sustrato formado por la acumulación de excrementos de aves marinas, focas o murciélagos en grandes cantidades (Emerson y Roark, 2009).

**Hipoxia:** Niveles de oxígeno inferiores en el medio interno en comparación con el medio externo (Juberthie, 1983).

**Hot-spot:** Lugar caracterizado por una alta diversidad de especies endémicas (Myers, Mittermeier, Mittermeier, Fonseca y Kent, 2000).

**Infiltración:** Entrada de un líquido (por ejemplo, el agua) entre los poros de una capa sólida (por ejemplo, caliza) (Hubp, 2011).

**Kárstico/a:** cavidades y formaciones que se originan por disolución de la roca cuando entra en contacto con el agua (Hubp, 2011).

**Lutita:** roca sedimentaria constituida principalmente de arcillas que se presenta en capas delgadas y frágiles que impiden el avance del agua subterránea a profundidad (Hubp, 2011).

**Nivel freático:** profundidad en la que el agua subterránea se acumula en pozos (Hubp, 2011).

**Oligotrófico:** ambiente caracterizado por la escasez de nutrientes (Koch, 2001).

**Pseudokárstico/a:** de relieve y morfología similar a las formaciones y cavidades kársticas pero que se originan de distintos eventos como erosión, temperatura, erupciones volcánicas, compactación, derrumbes y movimientos tectónicos (Hubp, 2011).

**Trampa *pitfall*:** trampa diseñada para atrapar insectos caminadores. Consiste en un contenedor enterrado a ras del suelo, en cuyo interior se coloca el líquido mortal, frecuentemente alcohol al 75% de concentración (Martin, 1977).

**Tributario:** corriente de agua que desemboca en otra (Hubp, 2011).

**Troglobio/a:** Especie cuyo ciclo de vida transcurre en el interior de las cuevas y es incapaz de colonizar la superficie (Trajano y Carvalho, 2017).

**Troglófilo/a:** Especie cuyo su ciclo de vida puede transcurrir en el interior de las cuevas y en la superficie (Trajano y Carvalho, 2017).

**Trogloxeno/a:** Especie cuyo ciclo de vida transcurre en la superficie pero depende de las cuevas para completar una etapa (Trajano y Carvalho, 2017).

**Zona de aireación:** zona en la que se produce la infiltración del agua hacia el subsuelo (Hubp, 2011).

**Zona de aireación:** zona en la que se produce la infiltración del agua hacia el subsuelo (Hubp, 2011).

**Zona de saturación:** zona en la que se acumula el agua subterránea (Hubp, 2011).

## Anexo 2. Características físicas de las cuevas estudiadas.

Cueva	Área m <sup>2</sup>	T ambiente °C	T promedio °C	HR ambiente	HR promedio	Altitud m
<b>Templo de Ceremonia</b>	1010,5	23,2	23,6	83,1	88,3	789-791
<b>Toglo</b>	1070,6	27,2	27,9	76,1	77,1	565
<b>Mayanchi</b>	467,6	25,1	26	81,2	84,5	677-711

HR, humedad relativa; T, temperatura (tomado de López, 2018).

## DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, **FRANCISCO SEBASTIÁN ROMERO BALSECA**, con **CC.1727660688** autor del trabajo de graduación intitulado: **“EFECTO DEL ESPELEOTURISMO SOBRE LA COMPOSICIÓN DE ESPECIES DE INVERTEBRADOS EN CUEVAS DE LA PROVINCIA DEL NAPO, ECUADOR.”**, previa la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 15 de mayo de 2020

---

C.C.:1727660688