

# Resultados del material biológico de Herpetofauna Colectado en Expediciones a Cavernas en Tepuys de la Guayana Venezolana.

---

**(GALAN, C. 2000).**

1. GALAN, C. 2000. Bol. Sociedad Venezolana de Espeleología, 34: 12 pp.
2. S.V.E., Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela &.
3. S.C.Aranzadi, Alto Zorroaga, 20014 San Sebastián - Spain.

## **Areas del artículo**

**Inicio**

**Resumen**

**Inventario de la Herpetofauna Colectada**

**Comentarios Biológicos**

**Comentarios Bioespeleológicos**

**Discusión**

**Conclusiones**

**Agradecimientos**

**Bibliografía**

## RESUMEN

El trabajo expone datos taxonómicos, biológicos y ecológicos sobre especies de herpetofauna colectadas en los últimos 15 años por expediciones de la Sociedad Venezolana de Espeleología a cavernas en mesetas de cuarcita (tepuys) de la Guayana Venezolana. Gran parte de la información corresponde a especies no-cavernícolas, colectadas en superficie, en la proximidad de cuevas.

Otras especies fueron colectadas en simas, cuevas, sistemas de grietas y cañones profundos. Se discute el carácter troglóxico de algunas especies y su importancia para entender el poblamiento actual de los tepuys. El trabajo presenta datos sobre 41 especies de anfibios y reptiles (algunas de las cuales han sido especies nuevas para la Ciencia) de 34 localidades distintas.

**Palabras clave:** Bioespeleología, zoología, anfibios, reptiles, cuevas en cuarcitas, endemismo.

### Abstract

This paper presents taxonomical, biological and ecological data about herpetological fauna collected in the 15 last years by expeditions of the Venezuelan Speleological Society to caverns developed in quarcitic table-mountains of the Venezuelan Guayana. Most of this information corresponds to non-cavernicolous species, collected in open rock surfaces and adjacent peat bogs, close to cave systems. Other species have been collected in sink-holes, caves, crevices and deep canyon systems. It is discussed the troglöxen character in some species and its importance for the understanding of present day population in tepuys. The work presents data about 41 amphibian and reptilian species (some of them have been new to Science) collected in 34 localities.

**Key words:** Biospeleology, zoology, amphibians, reptiles, quarcitic caves, endemism.

## INVENTARIO DE LA HERPETOFAUNA COLECTADA

En la Lista 1 se presenta las especies colectadas -ordenadas taxonómicamente-. Las siglas y ordenación de especies y localidades siguen la numeración utilizada por Gorzula & Señaris (1998), con la excepción de *Bothrops eneydae* (nº 221'), la cual no está incluida en dicho trabajo. La Lista 2 presenta las localidades de captura. La referencia cruzada entre las dos listas permite encontrar tanto las especies encontradas en cada localidad como las localidades de captura de cada especie.



La ubicación geográfica del área de estudio es mostrada en la Figura 1. La situación de cada localidad es mostrada en la Figura 2. Las siglas que comienzan por "U" corresponde a Uplands (Tierras Medias, entre 400 y 1.400 m.snm); las que comienzan por "H" a Highlands (Tierras Altas, entre 1.600 y 2.750 m.snm); según la denominación de Gorzula & Señaris. Localidades distintas a las anteriores son sigladas como SVE (refiriendo a salidas de la SVE no incluidas en el trabajo antes citado). Nótese sin embargo que todas las localidades incluidas en esta nota están comprendidas entre 800 y 2.750 m de altitud, y que algunas cumbres de tepuys (como Guaiquinima y Aguapira) quedan por debajo de los 1.400 m, mientras que localidades en los taludes o zonas basales de tepuys altos (como Roraima y Kukenán) están a altitudes en torno a 2.000 m, sin tratarse de cumbres.

### LISTA 1. Especies colectadas.

Clase AMPHIBIA.

Orden ANURA.

#### **Familia Bufonidae.**

Localidades.

007. *Oreophrynella nigra* Señaris, Ayarzagüena & Gorzula 1994. H-055.

008. *Oreophrynella quelchii* (Boulenger 1895). H-023.

009. *Oreophrynella vasquezii* Señaris, Ayarzagüena & Gorzula 1994. SVE-7. SVE-8.

#### **Familia Hylidae.**

022. *Hyla benitezi* Rivero 1961. U-062.

023. *Hyla boans* (Linnaeus 1758). U-062.

030. *Hyla minuta* Peters 1872. U-041. U-096.

031. *Hyla multifasciata* Günther 1859. U-011. U-013. U-062.

037. *Osteocephalus ayarzaguenai* Gorzula & Señaris 1996. U-010.

046. *Scinax (Ololygon) exiguus* Duellman 1986. U-057.

053. *Stefania ginesi* Rivero 1968. H-039.

054. *Stefania riveroi* Señaris, Ayarzagüena & Gorzula 1996. H-055.

058. *Tepuihyla edelcae* (Ayarzagüena, Señaris & Gorzula 1992). H-010.H-012.H-022.H-023.H-039.H-040.

059. *Tepuihyla galani* (Ayarzagüena, Señaris & Gorzula 1992). U-096.

060. *Tepuihyla rimarum* (Ayarzagüena, Señaris & Gorzula 1992). H-051.

***Familia Leptodactylidae.***

068. Eleutherodactylinae grupo unistrigatus (sensu Lynch 1976). H-055.  
074. Leptodactylus longirostris Boulenger 1882. U-001. U-010. U-011. U-016. U-017.  
076. Leptodactylus mystaceus (Spix 1824). U-010. U-012.  
080. Leptodactylus rugosus Noble 1923. U-041. H-013.

***Familia Microhylidae.***

092. Otophryne steyermarki Rivero 1967. H-040.

***Familia Ranidae.***

095. Rana palmipes Spix 1824. U-062.

Clase REPTILIA.

Orden TESTUDINES.

***Familia Chelidae.***

102. Phrynops geoffroanus (Schweigger 1812). U-082.

Orden CROCODYLIA.

***Familia Alligatoridae.***

111. Paleosuchus trigonatus (Schneider 1801). U-062. U-082.

Orden SQUAMATA.

Suborden SAURIA.

***Familia Gymnophthalmidae.***

123. Anadia species a. H-039.  
127. Arthrosaura species a H-039.  
135. Neusticurus rudis Boulenger 1900. U-041. U-062. H-039. SVE-9.

***Familia Polychrotidae.***

142. Anolis eewi Roze 1958. U-058.  
146. Phenacosaurus carlostoddi Williams, Praderio & Gorzula 1996. H-039.

***Familia Teiidae.***

148. Ameiva ameiva (Linnaeus 1758). U-015.  
150. Cnemidophorus lemniscatus species complex. U-057. U-082.

***Familia Tropiduridae.***

156. Plica lumaria Donnelly and Myers 1991. U-041.  
159. Tropidurus bogerti Roze 1958. H-013.  
160. Tropidurus hispidus (Spix 1825). U-014. U-041.

Suborden SERPENTES.

***Familia Colubridae.***

173. Clelia clelia clelia (Daudin 1803). SVE-9.  
181. Leptodeira annulata ashmeadii (Hallowell 1845). H-012. H-039. H-040.  
201. Philodryas olfersi herbeus (Wied 1825). U-057.

**Familia Elapidae.**

217. *Micrurus hemprichii hemprichii* (Jan 1858). U-056.

**Familia Viperidae.**

221. *Bothrops atrox* (Linnaeus 1758). SVE-1.

221' *Bothrops eneydae* Sandler- Montilla 1976. SVE-4. SVE-5.

222. *Crotalus durissus ruruima* Hoge 1965. SVE-2. SVE-3.

223. *Lachesis muta muta* (Peters & Orejas-Miranda 1970). U-013.

**Familia Leptotyphlopidae.**

224. *Leptotyphlops albifrons* (Wagler 1824). U-041.



Figura 2: Situación de las localidades. Debido a la escala del mapa, algunos puntos comprenden varias localidades. H-010 comprende a H-013. U-010 a U-013. U-012 a U-015 y U-016. U-011 a U-014 y U-017. H-039 a SVE-9. U-056 a U-057 y U-062. SVE-7 a SVE-8. H-055 a U-096. SVE-6 a SVE-5. Y H-023 a SVE-4. Como referencia de escala gráfica 1° equivale aprox. a 110 km.

**LISTA 2. Localidades de Captura.**

**Especies.**

U-001. Altiplanicie entre Torón y Parupa. 1.400 m.snm. Nov 1984. 074.

U-010. Campamento Airo. Valle del Río Karuay. 860 m.snm. Nov 1984. 037. 074. 076.

U-011. Campamento Uno. Valle del Río Karuay. 830 m.snm. Nov 1984. 031. 074.

U-012. Poyinquepué. 860 m.snm. Nov 1984. 076.

U-013. Quebrada Equetuba. 860 m.snm. Nov 1984. 003. 223.

U-014. Río Aruac. 840 m.snm. Nov 1984. 160.

U-015. Río Yuné. 860 m.snm. Nov 1984. 148.

U-016. Yuné-Kukenán. 860 m.snm. Nov 1984. 074.

U-017. Wonkén viejo. 850 m.snm. Nov 1984. 074.

U-041. Tepuy Guaiquinima. Localidad 2. 1.380 m.snm. Nov 1984. 030. 080. 135. 156. 160. 224.

U-056. Mapaurí. NE. 880 m.snm. May 1984. 217.

U-057. Mapaurí 2. ES. 900 m.snm. May 1984. 046. 150. 201.

U-058. Sierra Marutaní. Tepuy Aguapira. 1.300 m.snm. Ene 1985. 142.

U-062. Quebrada de Jaspe. 1.000 m.snm. May 1984. 022. 023. 031. 095. 111. 135.

U-082. Río Yuruani. 840 m.snm. May 1984. 102. 111. 150.

U-096. Talud Guadacapiapuy tepuy. 1.250 m.snm. Marzo 1986. 030. 059.

H-010. Auyantepuy N. 1.750 m.snm. Ene 1986. 058.  
H-012. Auyantepuy NW. 1.630 m.snm. Nov 1984. 058. 181.  
H-013. Auyantepuy. Sima Aonda. 1.600 m.snm. Ene 1986. 080. 159.  
H-022. Tepuy La Luna. N Cañón Diablo - Auyantepuy. 1.650 m.snm. Dic 1986. 058.  
H-023. Roraima tepuy. 2.750 m.snm. Abril 1985. 008. 058.  
H-039. Macizo Chimantá Loc.15. Amurí tepuy. 2.100 m.snm. Marzo 1986. 053. 058. 123. 127. 135. 146. 181.  
H-040. Macizo Chimantá Loc 16. Apakará tepuy. 2.100 m.snm. Marzo 1986. 058. 092. 181.  
H-051. Ptary tepuy. 2.400 m.snm. Nov 1984. 060.  
H-055. Yuruaní tepuy. Sima Yuruaní. 2.300 m.snm. Mar 1986. 007. 054. 068.  
SVE-1. Kavanayén. 1.300 m.snm. Feb 1984. 221.  
SVE-2. Parupa. 1.250 m.snm. Marzo 1984. 222.  
SVE-3. Valle del Río Apongua. 1.200 m.snm. Feb 1985. 222.  
SVE-4. Talud Roraima tepuy. 2.100 m.snm. Jun 1989. 221´  
SVE-5. Talud Kukenán tepuy. 2.000 m.snm. Agost 1984. 221´  
SVE-6. Kukenán tepuy. Sima Kukenán. 2.700 m.snm. Oct 1985. 007.  
SVE-7. Ilú tepuy. 2.750 m.snm. Abril 1989. 009 + Hylidae ind.  
SVE-8. Tramen tepuy. 2.700 m.snm. Abril 1989. 009.  
SVE-9. Macizó Chimantá. Amurí tepuy Norte. 1.900 m.snm. Marzo 1993. 135. 173.

**Los participantes en las salidas de campo a cada localidad son los siguientes:**

Para las localidades U-001, U-010, U-011, U-012, U-013, U-014, U-015, U-016, U-017, U-041, H-012, y H-051 los participantes son: C. Galán, S. Gorzula, y O. Huber. Para U-056, U-057, U-062, y U-082: A. Azuaje, C. Galán, S. Gorzula, y J.J unor. Para U-058, U-096, H-010, H-013, H-023, y H-055: C. Galán (expediciones de la SVE). Para H-022: C. Galán y O. Huber. Para H-39: C. Galán, S. Gorzula, O. Huber, y G. Medina-Cuervo. Para H-40: A. Barreto, E. Cuevas, C. Galán, S. Gorzula, O. Huber, G. Medina-Cuervo, y C. Schubert. Para SVE-1: R. Azuaje y C. Galán. Para SVE-2 y SVE-3: C. Galán, C. Todd, y P. Vegue. Para SVE-4: C. Galán y R. Ramírez. Para SVE-5: A. Azuaje, R. Azuaje, L. Hernández, C. Galán, y P. Vegue. Para SVE-6, SVE-7 y SVE-8: C. Galán (expediciones SVE). Para SVE-9: F. Herrera (Expedición Vasco-Venezolana SVE-UEV a Chimantá), ver: HERRERA (1995).

**Nota:** los participantes en salidas SVE a las localidades citadas en las fechas indicadas pueden consultarse en la Sección de Catastro de los Boletines SVE e incluyen a: W. Pérez La Riva, J. Lagarde, J. Nolla, I. Almeida, J. Maguregui, J. Otero, F. Urbani, P. Vegue, C. Bosque, C. Todd, F. Herrera, y P. Ascanio.

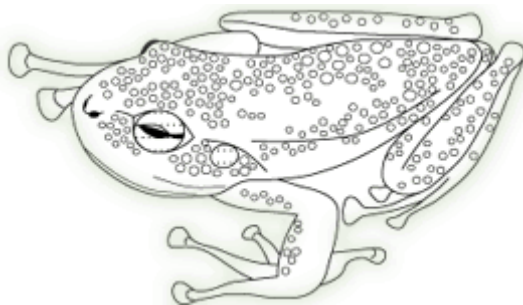
**Nota 2:** en las salidas con participación de S. Gorzula, es este autor el colector principal.

## COMENTARIOS BIOLÓGICOS

De las 41 especies citadas, 22 son especies de relativamente amplia distribución en las zonas tropicales del norte de América del Sur. Este es el caso de las especies listadas de los géneros de ranas *Hyla*, *Scinax*, *Leoptodactylus*, *Rana*; de las tortugas *Phrynops*; de los caimanes *Paleosuchus*; de los lagartos *Ameiva*, *Cnemidophorus*; de las serpientes no-venenosas *Clelia*, *Leptodeira*, *Philohydras*, *Leptotyphlops*; y de las serpientes venenosas *Micrurus*, *Bothrops*, *Crotalus* y *Lachesis*. Algunas de las especies de los géneros anteriores están restringidas a la Guayana Venezolana (como *Hyla benitezi*) o incluso circunscriptas a la región de la Gran Sabana y territorios adyacentes (como *Scinax exiguus* y *Bothrops eneydae*). Algunas de las serpientes no-venenosas han sido colectadas en las cumbres de tepuys, como *Clelia clelia* (en Chimantá), *Leptodeira annulata ashmeadii* (en Auyantepuy y Chimantá), y *Leptotyphlops albifrons* (en Guaiquinima). Aunque considerada no-venenosa, la mordedura de *L.a.ashmeadii* es moderadamente tóxica y produce un edema local (GORZULA, 1982). La especie *Bothrops eneydae* Sandler-Montilla 1976, para algunos autores no-válida o difícil de distinguir de *B.medusa* del norte de Venezuela, es confirmada como taxón válido por LANCINI & KORNACKER (1989). Los ejemplares colectados en los taludes de Kukenán y Roraima coinciden con la descripción original y fueron encontrados sobre el suelo en zona de arbustales muy higrófilos del talud. Las 19 especies restantes son alto-tepuyanas e incluyen muchas formas endémicas, algunas de ellas -como veremos a continuación- restringidas incluso a un único tepuy.

Entre los lagartos *Gymnophthalmidae*, *Anadia* sp.a y *Arthrosaura* sp.a son endémicas del macizo de Chimantá; ambas son formas nuevas y están en proceso de ser descritas. *Anadia* sp.a habita en áreas abiertas de cuarcita, frecuentemente bajo lajas. *Arthrosaura* sp.a es frecuente en turberas, entre las raíces de vegetación herbácea. El lagarto *Neusticurus rudis* está ampliamente distribuido en zonas medias y altas del Escudo de Guayana, incluyendo las cumbres de los tepuys Guaiquinima, Auyantepuy y Chimantá; es un excelente nadador y se lo encuentra con frecuencia en la proximidad de pequeñas cascadas y buceando en las corrientes de agua (HERRERA, 1995).

De la familia *Polychrotidae* fueron colectadas dos especies: *Anolis eewi* en la cumbre de Marutaní y *Phenacosaurus carlostoddi* del macizo de Chimantá. El primero es un lagarto que habita en áreas rocosas de zonas medias y altas de Guayana, incluyendo varios tepuys; fue encontrado en superficie y zona de entrada de varias de las cuevas y simas de Aguapira. La única otra especie del género que se encuentra en localidades altas en Venezuela es *Anolis jacare*, de los Andes de Mérida (WILLIAMS et al., 1970). *Phenacosaurus carlostoddi* (Figura 3) es una especie nueva descrita por WILLIAMS et al. (1996) y sólo conocida de su captura en Chimantá, de donde probablemente sea endémico. Fue encontrado de día en una gran laja de roca. Se conoce muy poco acerca de la ecología de los phenacosauros. MIYATA (1983) estudió una población de *Phenacosaurus heterodermus* de los Andes colombianos, a 2.600 m de altitud; las puestas de esta especie, de un sólo huevo, tienen un período de incubación de un año (GORZULA & SEÑARIS, 1998).



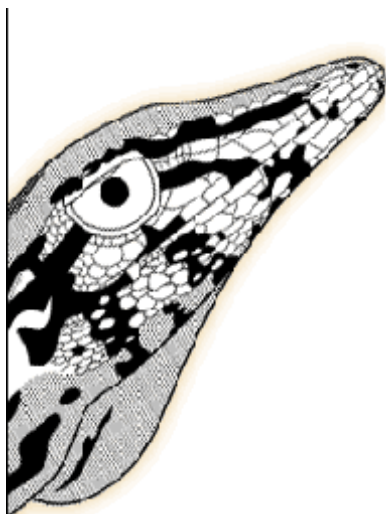
*Stefania ginesi*. Forma endémica del macizo de Chimantá. Habita biotopos rocosos húmedos, en cuevas, grietas y debajo de rocas en el lecho de quebradas. Los juveniles a veces habitan en tubos de *Brocchinia*, de manera semejante a *Ololygon*. Sin embargo, éstas son bromelias del ecotono, entre turberas y el habitat rocoso. Las hembras cargan en sus espaldas 8 á 12 huevos. En este género existe cuidado materno de los huevos; carecen de etapa de renacuajo libre y su desarrollo es directo.

De los lagartos Tropicuridae, *Plica lumaria* es una forma endémica sólo conocida de los escarpes rocosos del tepuy Guaiquinima; los primeros ejemplares colectados son los indicados en esta nota. *Tropicurus bogerti* es también una forma endémica, pero abundante, del Auyantepuy. Habita escarpes rocosos y nosotros lo colectamos en la zona de entrada de las simas Auyantepuy Norte (-320 m) y Sima Aonda (-380 m), y en las paredes de pequeños cañones en Auyantepuy NW. El tuqueque *Tropicurus hispidus*, en cambio, está ampliamente distribuido en zonas bajas y medias, no-forestadas, de Sudamérica, al Este de los Andes; en Guayana ha sido colectado en tepuys bajos, como el reportado aquí de Guaiquinima.

Las tres especies de sapitos *Oreophrynella* son en cambio endémicas de tepuys altos. *Oreophrynella nigra*, de Kukenán y Yuruaní tepuy; *O. quelchii*, de Roraima; y *O. vasquezii*, de Ilú tepuy y la torre Tramen. Todas las especies habitan en zonas rocosas abiertas (incluyendo la proximidad de simas y cuevas) y presentan el comportamiento defensivo de enrollarse como una bolita y rodar cuando son descubiertos. McDIARMID & GORZULA (1989) describen una notable "ciudad" de la especie *O. nigra*, construida en una pequeña isla de vegetación de 1 m<sup>2</sup> en la cumbre del Kukenán tepuy. En el sistema de túneles de la "ciudad" fueron encontrados 102 sapitos y 321 huevos. La colecta de la SVE en el tepuy Yuruaní, en la proximidad de las simas Yuruaní 1 (-252 m) y Yuruaní 2 (-16 m), amplió su distribución, ya que previamente la especie sólo era conocida del Kukenán.

Las ranas de la familia Hylidae incluyen algunas de las capturas de mayor interés. *Osteocephalus ayarzaguenai* resultó una nueva especie, descrita por GORZULA & SEÑARIS (1996), sólo conocida por un único ejemplar colectado en el Campamento Airo, en el valle del río Karuay, al pié del talud basal del Churí tepuy (macizo de Chimantá). Fue colectada en la hojarasca de un bosquecito y se distingue de todos los demás hylidos de la Guayana Venezolana por tener las membranas interdigitales de los pies de color rojo.

Las dos especies citadas de *Stefania* habitan en grietas, cuevas, superficies rocosas abiertas y turberas adyacentes. *Stefania ginesi* (Figura 4) es endémica del macizo de Chimantá y *S. riveroi* resultó una especie nueva sólo conocida de la cumbre del tepuy Yuruaní, donde además de en superficie fué colectada por la SVE en el interior de la Sima Yuruaní 1 a -68 m de profundidad. Estas dos especies de *Stefania* son de hábitos nocturnos, refugiándose de día en cavidades o en tubos de bromelias. Las especies del género tienen cuidado parental: las hembras portan en su dorso los huevos, en número reducido y de tamaño grande, hasta la eclosión de los juveniles.



*Phenacosaurus carlostoddi*. Nueva especie de lagarto, endémico del macizo de Chimantá. Habita en áreas rocosas. La especie, colectada por S. Gorzula, fue dedicada como homenaje póstumo a Carlos Todd, entrañable compañero de EDELCA y colaborador de la SVE.

La biología de los *Phenacosaurus* es muy poco conocida.



El género *Tepuihyla* fue descrito por AYARZAGUENA et al. (1992) e incluye seis especies de tierras altas de la Guayana Venezolana. Posteriormente ha sido descrita una especie adicional, de tierras bajas, colectada en Kaieteur Falls, Guyana. Las tres especies aquí citadas resultaron nuevas para la Ciencia. *Tepuihyla edelcae* es conocida de varias localidades en las cumbres del Auyantepuy (incluyendo la zona de entrada de la Sima Auyantepuy Norte y sistemas de cañones en el tepuy La Luna y Auyantepuy NW), Chimantá y cadena de Los Testigos. *Tepuihyla galani* sólo es conocida de una colecta (de 4 ejemplares) en una pequeña sabana natural en el talud de Guadacapiapuy tepuy. *Tepuihyla rimarum* es endémica de la cumbre del Ptary tepuy, cuya superficie es casi enteramente rocosa; los ejemplares conocidos fueron colectados en grietas, zanjones y bajo lajas de roca. Los ejemplares de *T.edelcae* y *T.galani*, en cambio, se refugian frecuentemente en los tubos de bromelias del género *Brocchinia*.

Una serie de 5 ejemplares de pequeñas ranas Eleutherodactylinae, posiblemente relacionadas, fueron colectadas en cumbres de tepuys altos, en zonas expuestas al viento (en Aprada, Auyantepuy centro, Terekyurén y Yuruaní tepuy). El material, actualmente en estudio, pertenece posiblemente al grupo *unistrigatus*. Algunos ejemplares fueron hallados bajo rocas, otros en tubos de *Brocchinia* y los correspondientes al tepuy Yuruaní (H-055) en el interior de la Sima Yuruaní 1, en una galería con río subterráneo a -68 m de profundidad.

El microhylido *Otophryne steyermarki* se creía endémico de Chimantá, pero recientemente ha sido colectado un ejemplar de la especie en el talud de Roraima. Su habitat son las orillas de pequeñas corrientes de agua de flujo lento.

En resumen, puede apreciarse que las colecciones efectuadas contribuyeron al conocimiento de la herpetofauna de la región de Guayana, incluyendo aportes para la descripción de un género y cuatro especies nuevas de anfibios y dos nuevas especies de reptiles. Otras dos especies de reptiles están en proceso de descripción. En otros casos, se extendieron las distribuciones conocidas y se aportó información de interés ecológico.

## DISCUSIÓN

El hecho de que los tepuys se eleven como islas sobre los terrenos bajos y selváticos circundantes ha determinado que la vegetación y fauna de sus cumbres tenga un carácter acentuadamente endémico. La evolución a lo largo de millones de años sobre una zona geológicamente calma y sometida a una progresiva disección, ha ido diferenciando en cada cumbre conjuntos endémicos particulares, a menudo derivados de estirpes antiguas. Ello también explica las lejanas relaciones de la flora de los tepuys con grupos taxonómicos que sólo se encuentran aquí y en apartadas regiones de Africa, Australia o el Archipiélago Malayo, por ejemplo. Diversos botánicos han calculado que de las más de 2.000 especies de plantas con flores y helechos de los tepuys, el 50% de ellas sólo se conoce de esta región del mundo, y que si se limita la muestra a cumbres superiores a 2.000 m de altitud, el porcentaje de endemismos es aún mayor (MAGUIRE, 1970; STEYERMARK, 1979, 1984). Esta diversidad biológica hace de los tepuys una especie de "islas" de considerable interés biológico.

Para la fauna, RIVERO (1970) estimó inicialmente que en los tepuys el número de especies endémicas era de unas 30 especies en cada grupo para los mamíferos, las aves, los reptiles y los anfibios. GORZULA (1992) considera que estas cifras son mucho más elevadas, excepto en el caso de aves, grupo que ha sido relativamente bien estudiado; él encuentra p.ej. que nueve de las 15 especies de herpetofauna de Chimantá son formas endémicas tepuyanas. HOOGMOED (1979) reportó 83 especies endémicas de batracios para la región Guayana, de los cuales 29 estaban aún por describirse. Los diferentes autores que han trabajado en la región están de acuerdo en que las especies endémicas no se distribuyen sobre toda la región, sino que tienden a estar localizadas en montañas aisladas o en grupos contiguos de montañas.

Para la herpetofauna, GORZULA (1992) encuentra que en cada montaña particular hay tres grupos de componentes básicos: 1. Especies selvático-montanas que se encuentran esporádicamente en los tepuys y que están allí en su límite altitudinal superior. 2. Especies endémicas de tepuy las cuales no tienen "contrapartes taxonómicas" en otros tepuys, pero sí en las tierras de los pisos altitudinales más bajos. 3. Especies endémicas de cumbres tepuyanas, principalmente de los tepuys orientales (HUBER, 1987), que pueden o no haberse diferenciado taxonómicamente en dichas cumbres.

Varias "teorías" han sido expuestas para explicar el origen de la fauna endémica tepuyana. Una revisión de GORZULA (1992) muestra mediante el análisis de la herpetofauna que sólo dos de ellas son sostenibles. La Teoría del Plateau, que explicaría ejemplos de la categoría 3, y la Teoría de Cambio de hábitat, que explicaría ejemplos de la categoría 2. La categoría 1 sería explicada por colonización reciente.

La Teoría del Plateau sostiene que la presencia de algunas especies relictuales en diversos tepuys podría explicarse suponiendo que existía una altiplanicie más extensa en el Escudo Guayanés durante el Mesozoico o Terciario temprano, previa a una disección erosional intensiva. RIVERO (1970) considera que la distribución actual de las ranas *Stefania* puede explicarse con base en tres eventos cronológicos, uno de los cuales toma la Teoría del Plateau como parte de esta secuencia. Según ello el género *Stefania* evolucionó primero en las montañas del macizo Guayanés, formando las dos especies ancestrales para el grupo goini y el grupo ginesi. En el segundo evento, ambas especies ancestrales fueron separadas en poblaciones aisladas (por erosión de la planicie) en diversos tepuys, donde siguieron diferenciándose taxonómicamente. Esto puede haber ocurrido durante el Mio-Plioceno. En el tercer y último evento, durante las glaciaciones, una depresión de la temperatura empujó las faunas a pisos altitudinales más bajos, forzando a algunas especies a extender su rango a las tierras bajas. Esta proposición está apoyada por información inmunológica, la cual indica que *Stefania* y *Cryptobatrachus* (del norte de Colombia) se

diferenciaron hace unos 82 millones de años en el Cretácico tardío, antes del levantamiento y de la disección erosional del macizo Guayanés (DUELLMAN & HOOGMOED, 1984).

La Teoría de Cambio de habitat sostiene que una parte de la fauna de los tepuys deriva de especies de las tierras bajas tropicales, las cuales se diferenciaron hasta formar especies nuevas en las alturas mayores. Esta formulación, que explica ejemplos de la categoría 2, es inversa a la propuesta para el tercer evento antes citado, aunque a menudo ambas son confundidas (las especies de tepuys con contrapartes en tierras bajas pueden explicarse por descenso o ascenso de unas u otras). Tanto HOOGMOED (1979) como RIVERO (1970) postularon que los primitivos géneros *Otophryne* (Microhylidae) y *Oreophrynella* (Bufonidae) derivaron de una paleo-fauna que evolucionó en una planicie antigua de arenisca (la teoría del Plateau), y *Otophryne* posteriormente habría invadido los pisos altitudinales inferiores. GORZULA (1992) sostiene que dicha hipótesis no se soporta porque las especies de *Otophryne* de la región de Guayana son estrictamente forestales, salvo *O.steyermarki* y para ésta su habitat actual en Chimantá son turberas y bosquечitos de *Bonnetia* que probablemente no hayan existido en las cumbres durante el Pleistoceno, sino sólo en el Holoceno (los últimos 10 mil años). Para este autor la diferenciación o no de las especies de la categoría 3 se puede explicar suponiendo que, durante las glaciaciones, algunos habitats tepuyanicos (p.ej. las turberas) tenían mayor probabilidad de unirse en pisos altitudinales inferiores que otros (p.ej. los ambientes saxícolas de grietas húmedas).

Para la región de Guayana, considerada por algunos autores como un "área-refugio" (p.ej. STEYERMARK, 1979), ha sido señalada la ocurrencia alternada de paleoclimas áridos y húmedos, relacionados con las oscilaciones del glaciario cuaternario (SCHUBERT, 1984; SCHUBERT et al., 1992; RULL, 1991).

Aunque existen indicadores geomorfológicos de fases climáticas pasadas más áridas que la actual (depósitos en terrazas, drenajes anómalos, presencia de duricrusts en algunos puntos, dataciones de radiocarbono en turba) (SCHUBERT et al., 1992), se desconoce su magnitud, edad y posición cronológica. Ha sido postulado por estos mismos autores que en las cumbres de los tepuys comenzó la formación de las turbas actuales hace aprox. 8 mil años (Holoceno temprano) y que este tipo de depósito requiere condiciones de gran humedad (como las existentes actualmente) para su formación. La edad de otros depósitos y evidencias (como las terrazas y duricrusts) no se conoce con certeza, pero se estima que es Pleistocena. Creo oportuno señalar que, aunque las dataciones de los niveles más bajos en los perfiles de las turberas analizadas alcancen sólo 8 mil años, de ello no se puede inferir que antes de esa fecha no se formaba turba, ya que la capa basal en contacto con la roca caja puede ir siendo removida por el flujo lateral del agua freática que embebe la turba y exporta el agua hacia los ríos, con la consiguiente pérdida de niveles antiguos. O al menos habría que demostrar previamente que tal remoción no es posible y que el espesor acumulado en las turberas (que en raras ocasiones alcanza los 2 m) corresponde a la totalidad de la turba previamente formada.

VAN DER HAMMEN (1974, 1982) calculó que las depresiones térmicas durante los períodos glaciales del Pleistoceno no deben haber pasado de 3 ó 4°C en las tierras tropicales de la región. GALAN (1992) demuestra que, desde un punto de vista climático, los cambios en humedad ambiental durante probables fases áridas (o menos húmedas) Cuaternarias deben haber sido atenuadas en las cumbres de tepuys, zonas éstas que se caracterizan por sus altas precipitaciones (3.500 a 4.000 mm por año, al menos, actualmente) asociadas a los desplazamientos de la ITCZ (zona de convergencia inter-tropical) (GALAN, 1984b), y por su clima fresco de elevada humedad. Por otro lado, el mismo autor destaca que, bajo un aspecto de homogeneidad aparente, las cumbres de los tepuys encierran una gran variedad de microambientes, con rasgos microclimáticos peculiares (GALAN, 1992). Esta diversidad microambiental puede permitir que los enclaves actuales de mayor humedad sirvieran en el pasado como refugio durante fases áridas (o

menos húmedas) para especies exigentes en humedad, contrayéndose la distribución de la vegetación superior a estos enclaves y expandiéndose las áreas rocosas expuestas (sin descartar en otros casos la migración vertical a altitudes inferiores). Hoy, por el contrario, por estar en una fase húmeda, estaríamos aún asistiendo a la colonización de las áreas abiertas.

Un mecanismo de este tipo, que tenga en cuenta la heterogeneidad existente, es suficiente para explicar la pervivencia de especies que se considera adaptadas a las cumbres desde antiguo, la presencia actual de formas que han colonizado los tepuys en fechas más recientes (Holoceno), y la diferenciación y especiación divergentes en cada tepuy (en el caso de especies con limitaciones para su dispersión) durante los períodos de aislamiento más marcados. Sin descartar en otros casos que la adaptación local de poblaciones a diferentes microambientes (tanto en las cumbres como en zonas de media y baja montaña) puede dar origen simpátrica o parapátricamente a genotipos particulares, con rango subespecífico o específico.

En todo caso, sin importar la hipótesis evolutiva considerada o la intensidad que puedan haber tenido las variaciones paleoambientales, la biota existente en los tepuys, y particularmente formas higrófilas de herpetofauna, pueden haberse refugiado en sistemas de cuevas, grietas y cañones, donde las condiciones de humedad, isoterminia y protección contra la radiación solar y la predación, fueran más favorables para su supervivencia.

En otros casos, la migración vertical, los desplazamientos horizontales o la extinción, pueden haber tornado discontinuas distribuciones anteriores de los taxa, y la entera historia evolutiva de los diferentes taxones puede estar salpicada de particularismos que han conducido a las distribuciones geográficas encontradas bajo las condiciones actuales. Un adecuado análisis filogenético puede en este sentido arrojar más luz que las inferencias hipotetizadas a partir de evidencias paleoambientales. La elevada proporción de endemismos en las cumbres de tepuys es una resultante de múltiples factores, entre los cuales la existencia de cuevas y cañones ha debido aportar un ingrediente más para ampliar la alta biodiversidad encontrada.

## **CONCLUSIONES**

El trabajo resume la contribución de la SVE al conocimiento de la herpetofauna de los tepuys de la región de Guayana. Son citadas 41 especies, de las cuales 18 especies han sido encontradas en la zona de entrada de las cuevas y biotopos similares. Se comenta que estas últimas pertenecen a la categoría bioespeleológica de troglóxenos. Se discute la definición clásica de la categoría de troglófilo como inadecuada para la caracterización de cavernícolas en zona tropical, remitiendo a una reciente propuesta de GALAN & HERRERA (1998) sobre especiación, categorización y evolución de la fauna cavernícola.

Son comentados aspectos biológicos y bioespeleológicos en relación a la fauna hallada, y se discuten los factores involucrados en el origen del elevado endemismo que presenta la fauna tepuyana, explicando el papel ecológico de los ambientes de cueva y su probable significado evolutivo.

## **AGRADECIMIENTOS**

A todos los integrantes de la SVE y de EDELCA que participaron en la prospección y exploración de cuevas en la región de Guayana, y de modo especial a Otto Huber y Stefan Gorzula, compañeros de muchas salidas. A la Dirección de EDELCA (y en especial al Ing<sup>o</sup> Herman Roo) por el apoyo logístico que hizo posible la realización de diversas expediciones en helicóptero a numerosas cumbres de los tepuys de Guayana. A Francisco Herrera y Stefan Gorzula, por la revisión crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

## BIBLIOGRAFÍA

AYARZAGÜENA, J., J. SEÑARIS & S. GORZULA. 1992a. El grupo *Osteocephalus rodriguezi* de las tierras altas de la Guayana Venezolana: descripción de cinco nuevas especies. Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle, 52(137): 113-142.

AYARZAGÜENA, J. SEÑARIS & S. GORZULA. 1992b. Nuevo género para las especies del grupo "*Osteocephalus rodriguezi*" (Hylidae). Mem. Soc. Ci. Nat. La Salle, 52(138): 213-221.

BARR, T. 1968. Cave ecology and the evolution of troglobites. *Evolutionary Biology*, 2: 35-102.

DUELLMAN, W. & M. HOOGMOED. 1984. The taxonomy and phylogenetic relationships of the hylid frog genus *Stefania*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Mis. Publ., 75: 39 p.

GALAN, C. 1984a. La protección de la cuenca del río Caroní. Ed. EDELCA, Div. Cuencas e Hidrología, Caracas, 52 pp.

GALAN, C. 1984b. Zonas bioclimáticas de la cuenca del río Caroní. EDELCA, Inf. inédito, Caracas. Memoria explicativa 74 pp + 1 mapa escala 1:500.000.

GALAN, C. 1992. El clima del macizo de Chimantá. In: *El Macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela* (O. Huber, ed.), Capítulo 2, pp: 37-52. O. Todtmann Editores, Caracas.

GALAN, C. & F. F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 32:13-43.

GORZULA, S. 1982. Life history notes: *Leptodeira annulata ashmeadii* envenomation. *SSAR Herpetological Review*, 13(2): 47.

GORZULA, S. 1985. Field notes on *Otophryne robusta steyermarki*. *SSAR Herpetological Review*, 16(4): 102-103.

GORZULA, S. 1987. Una revisión de los orígenes de la fauna de vertebrados del Pantepui. *Pantepui*, 3: 4-10.

GORZULA, S. 1992. La herpetofauna del macizo del Chimantá. In: *El Macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela* (O. Huber, ed.), O. Todtmann Editores, Caracas, Capítulo 15, pp: 267-280.

GORZULA, S. & J. SEÑARIS. 1996. Una nueva especie de *Osteocephalus* (Anura; Hylidae) de la Gran Sabana, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 16(4): 19-22.

GORZULA, S. & J. SEÑARIS. 1998. Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana. I. A data base. *Scientia Guianae*, 8: xviii + 270 pp + 32 fotograf.

HERRERA, F. F. 1995. Resultados biológicos de la expedición Vasco-Venezolana al Macizo de Chimantá, 1993 (Estado Bolívar, Venezuela). *Karaitza, UEV*, 4: 45-47.

HOOGMOED, M. 1979. The herpetofauna of the Guianan Region. In: *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal* (W. Duellman, ed.); pp: 241-279. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monograph 7, Lawrence, Kansas.

HUBER, O. 1987. Consideraciones sobre el concepto de Pantepui. *Pantepui*, 1(2): 2-10.

- LANCINI, A. & P. KORNACKER. 1989. Die Schlangen von Venezuela. Verlag Armitano, Caracas. 381 pp.
- MAGUIRE, B. 1970. On the flora of the Guayana Highlands. *Biotropica*, 2(2): 85-100.
- McDIARMID, R. & S. GORZULA. 1989. Aspects of the reproductive ecology and behavior of the tepui toads, genus *Oreophrynella* (Anura, Bufonidae). *Copeia* 1989(2): 445-451.
- MIYATA, K. 1983. Notes on *Phenacosaurus heterodermus* in the Sabana de Bogotá, Colombia. *J. Herpetology*, 17(1): 102-105.
- PISANI, G. & J. VILLA. 1974. Guía de Técnicas de Preservación de Anfibios y Reptiles. Misc. Publ. Soc. Stud. Amphib. & Reptiles, Univ. Kansas, Circ. Herpetol., 2: 1-22.
- RIVERO, J. 1970. On the origin, endemism and distribution of the genus *Stefania* Rivero (Amphibia, Salientia) with the description of a new species from southeastern Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.*, 28: 456-481.
- RULL, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana): clima, biogeografía, ecología. *Scientia Guaianae*, 2: xxii + 133 pp.
- SCHUBERT, C. 1984. Orígenes geológicos de la Gran Sabana. Paleoclimatología cuaternaria de la cuenca. In: La protección de la cuenca del río Caroní (C. Galán ed.), CVG-EDELCA, Div. Cuencas e Hidrología, Caracas, pp: 40-45.
- SCHUBERT, C., P. FRITZ & R. ARAVENA. 1992. Investigaciones paleoambientales: resultados preliminares. In: El Macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela (O. Huber, ed.), O. Todtmann Editores, Caracas, Capítulo 7, pp: 97-132.
- SEÑARIS, J., J. AYARZAGÜENA & S. GORZULA. 1994. Los sapos de la familia Bufonidae (Amphibia: Anura) de las tierras altas de la Guayana Venezolana: descripción de un nuevo género y tres especies. *Publ. Asoc. Amigos Doñana*, 3: 1-37.
- SEÑARIS, J., J. AYARZAGÜENA & S. GORZULA. 1996. Revisión taxonómica del género *Stefania* (Anura: Hylidae) en Venezuela con la descripción de cinco nuevas especies. *Publ. Asoc. Amigos Doñana*, 7: 1-57.
- STEYERMARK, J. 1979. Flora of the Guayana Highland: endemism of the generic flora of the summits of the Venezuelan tepuys. *Taxon*, 28 (1-2-3): 45-54.
- STEYERMARK, J. 1984. Flora of the Venezuelan Guayana. I. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 71 (1): 297-340.
- VANDEL, A. 1965. *Biospeleology: The Biology of Cavernicolous Animals*. Pergamon Press, Oxford, 524 p.
- VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 1(1): 3-26.
- VAN DER HAMMEN, T. 1982. Paleocology of tropical South America. In: *Biological diversification in the Tropics* (G. Prance, ed.), pp: 60-66, Columbia Univ. Press, New York.
- WILLIAMS, E., O. REIG, P. KIBLINSKY & C. RIVERO-BLANCO. 1970. *Anolis jacare* Boulenger, a "solitary" anole from the Andes of Venezuela. *Breviora*, 353: 1-15.



WILLIAMS, E., M. PRADERIO & S. GORZULA. 1996. A Phenacosaur from Chimantá Tepui, Venezuela. *Breviora*, 506: 1-15.