



# 29 Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología

Caracas, Diciembre 1995  
ISSN 0583 - 7731



## FAUNA TROGLOBIA DE VENEZUELA: SINOPSIS, BIOLOGIA, AMBIENTE, DISTRIBUCION Y EVOLUCION

Carlos GALÁN

Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas.  
CP 488 Belo Horizonte, Minas Gerais 30161-970, Brasil  
& Sociedad Venezolana de Espeleología.  
Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela.

### RESUMEN

Se presentan datos taxonómicos, biológicos, ecológicos y biogeográficos de 22 taxa troglobios. Estos pertenecen a 19 familias distintas de 10 órdenes: Amphipoda, Isopoda, Decapoda, Amblypygi, Opiliones, Collembola, Blattaria, Coleoptera, Siluriformes, y Symbranchiformes. La evolución de los distintos taxa es discutida, existiendo ejemplos de formas relictas junto a otras no-relictuales. El trabajo ofrece una visión global y sintetiza el conocimiento actual sobre la fauna troglobia tropical de las cuevas de Venezuela.

*Palabras clave:* Bioespeleología, Zoología, Ecología, Evolución, Fauna cavernícola, Venezuela.

### ABSTRACT

*Troglobiont fauna from Venezuelan caves: Synopsis, biology, environment, distribution and evolution.*

We present taxonomical, biological, ecological and biogeographical data about 22 troglobiont taxa. These belong to 19 distinct families in 10 zoological orders: Amphipoda, Isopoda, Decapoda, Amblypygi, Opiliones, Collembola, Blattaria, Coleoptera, Siluriformes and Symbranchiformes. The evolution of these taxa is discussed. There are examples of relicts and non-relictual forms in tropical environments. This work is a summary of the actual knowledge about the fauna of the karst and caves of Venezuela.

*Key words:* Biospeleology, Zoology, Ecology, Evolution, Cavernicolous fauna, Venezuela.

### INTRODUCCION

Sinopsis parciales sobre los invertebrados cavernícolas de Venezuela han sido publicadas por BORDON (1959), para la Cueva del Guácharo, Edo. Monagas, y CHAPMAN (1980), para la Sierra de San Luis, Edo. Falcón. Aspectos generales de las áreas kársticas venezolanas, incluyendo datos geológicos y geográficos, pueden encontrarse en GALÁN & URBANI (1987). Una síntesis de las investigaciones bioespeleológicas efectuadas en Venezuela hasta 1986 puede ser consultada en LINARES & BORDON (1987).

La primera sinopsis global, sobre los invertebrados cavernícolas de Venezuela, es debida a DECU *et al.* (1987). En ella se citan 161 taxa de invertebrados, 109 de ellos con determinación específica. La mayoría de los cavernícolas son

troglófilos y 11 especies son consideradas formas troglobias. Estas últimas se distribuyen en los estados Falcón (ocho especies), Monagas (dos especies), y Zulia (una especie). Cuatro taxa son stygobios y siete troglobios terrestres.

Nuevos hallazgos, producidos en la última década, han hecho cambiar de modo apreciable la visión de 1987. Los trabajos, entre otros, de PECK *et al.* (1989), RODRÍGUEZ & BOSQUE (1990), ANDRIANI (1990), GALÁN (1991), VILORIA *et al.* (1992), GALÁN & VILORIA (1992), GALÁN *et al.* (1992), BOTOSANEANU & VILORIA (1993), VILORIA (1993), KANAAR (1993), TRAJANO & GNASPINI-NETTO (1993), PÉREZ & VILORIA (1994), y RODRÍGUEZ & HERRERA (1994), han elevado considerablemente el número de taxa reportados. Actualmente, los invertebrados cavernícolas conocidos ascienden a 250 taxa, 147 de ellos con determinación específica.

Sobre los vertebrados se hace notar la ausencia de una sinopsis. Muchos datos de material colectado e identificado permanecen como informes inéditos. Conservadoramente se puede estimar en 90 taxa el número de vertebrados presentes en cuevas. La mayoría de éstos son troglóxenos regulares, siendo los grupos mejor representados los quirópteros y peces. Entre los peces hay formas stygófilas y al menos 3 especies que pueden ser consideradas stygobias.

Considerando todos los grupos zoológicos, la fauna cavernícola de Venezuela cuenta en la actualidad con 340 taxa. 60% de ellos poseen determinación específica. Numerosos grupos, especialmente de microartrópodos, tanto terrestres como acuáticos, esperan aún ser estudiados, por lo que es muy probable que en los próximos años aumente considerablemente el número de especies reportadas.

En esta nota sólo haremos referencia a 22 especies troglobias. Además de ellas, han sido señalados troglomorfismos en al menos 6 especies adicionales, de los siguientes grupos: Isopoda y Diplopoda Trichopolydesmidae, de cuevas del Edo. Falcón (CHAPMAN, 1980), Isopoda y Opiliones, de cuevas del Edo. Monagas (GALÁN, 1991), peces Trichomycteridae, de cuevas de Monagas y Zulia (GALÁN, 1991; GALÁN & VILORIA, 1992; VILORIA *et al.*, 1992; BOTOSANEANU & VILORIA, 1993), y Orthoptera Raphidophoridae, de cuevas de Falcón y Zulia (CHAPMAN, 1980; PÉREZ & VILORIA, 1994). Por lo que en total, la fauna troglobia de Venezuela cuenta con 28 o más especies distintas, lo que representa cerca del 10% del conjunto de la fauna cavernícola.

Los troglomorfismos señalados incluyen siempre diversos grados de depigmentación y atrofia ocular. Entre los grillos

Rhaphidophoridae de Falcón, la forma microftálmica posee 60 lentes córneos por ojo (200 en la forma normal) y antenas extraordinariamente largas (relación longitud antena / longitud cuerpo = 5,5 veces); ambas formas coexisten en las mismas cuevas, existiendo toda una gama de formas intermedias; la forma microftálmica es predominante en las regiones de baja disponibilidad de alimento (CHAPMAN, 1980). De modo parecido, en peces Trichomycteridae de cuevas de Zulia, se encuentran muchos casos en que coexisten en la misma cavidad formas normales y depigmentadas, con todo un espectro de formas intermedias (GALÁN & VILORIA, 1992). Tanto en Zulia como en Monagas, los mejores ejemplos de poblaciones de Trichomycteridae depigmentados se presentan en cuevas aisladas de la red de drenaje normal por el avance de la karstificación.

Adicionalmente se presenta el caso de especies, sólo conocidas del medio subterráneo, pero sin troglomorfismos visibles. Este es el caso p.ej. de varias especies de arañas Theridiosomatidae del género *Wendilgarda* (DECU *et al.*, 1987). Según estos autores, es posible que tales especies presenten adaptaciones fisiológicas, y sugieren que probablemente se trate de elementos troglófilos en vías de transformación en neotroglobios. La categorización ecológica de troglobio, aplicada a cavernícolas tropicales, será comentada con mayor extensión en los últimos apartados.

## SINOPSIS

De las 22 especies troglobias a que haremos referencia, 19 cuentan con determinación específica, y las 3 restantes genérica. Al hacer esta selección hemos seguido el criterio de no incluir especies cuya determinación específica no pueda esperarse que esté efectuada en un plazo de tiempo relativamente corto. En el caso de varias citas de CHAPMAN (1980) los ejemplares no identificados o indescritos son juveniles o ejemplares deteriorados y han pasado 22 años desde su captura sin publicarse resultados. En otros casos, como Orthoptera y peces Trichomycteridae, de los cuales existe abundante material colectado, aún no se cuenta con especialistas dispuestos a abordar su estudio taxonómico. El problema de la falta de taxónomos es bastante general y repercute sobre muchos otros grupos zoológicos que contienen representantes troglófilos.

A continuación presentamos un listado de las formas troglobias (o troglomorfas) con indicación de las localidades de captura y referencias.

La presente sinopsis incluye 22 taxa: 9 crustáceos, 5 arácnidos, 5 hexápodos y 3 peces. 10 taxa son stygobios y 12 troglobios terrestres. La Sierra de Perijá, en el occidente del país (Edo.Zulia) posee el mayor número de troglobios (9 taxa). La región oriental (Anzoátegui-Monagas) posee 5 taxa y la región nor-occidental del Edo.Falcón 8 taxa. Este espectro difiere considerablemente del de la sinopsis de 1987, donde 8 de las 11 especies citadas (75%) se restringían a Falcón. Nuevos grupos con representantes troglobios, como isópodos Cirolanidae y Philosciidae, decápodos Pseudothelphusidae, opiliones Agoristenidae, colémbolos Onychiuridae, y 3 familias de peces, son incluidas por primera vez.

## Crustacea.

1. Amphipoda. Hyalellidae. *Hyalella anophthalma*. C. Hueque 3. Fa.\* S.
2. Amphipoda. Hadziidae. *Metaniphargus venezuelanus*. C. Morrocoy. Fa.\* S.
3. Isopoda. Anthuridae. *Cyathura univam*. C. Morrocoy. Fa.\* S.
4. Isopoda. Cirolanidae. *Zulialana coalescens*. C. Toromo. Zu. S.
5. Isopoda. Sphaeroniscidae. *Neosanfilippia venezuelana*. C. Hueque 3. Fa.\*
6. Isopoda. Oniscidae. *Colombophiloscia cavernicola*. C. Quijano, C. del Guácharo. Mo.\*
7. Isopoda. Philosciidae. *Prosekia undescrip.sp.* C. El Samán, C. Los Laureles. Zu.
8. Decapoda. Pseudothelphusidae. *Chaceus caecus*. C. Pto.Fijo, C. El Samán, +var. Zu. S.
9. Decapoda. Pseudothelphusidae. *Eudaniela undescrip.sp.* C. Narciso (Mata de Mango). Mo. S.

## Arachnida.

10. Amblypygi. Charontidae. *Charinides tronchonii*. C. Hueque 2, C. Trueno, C. Zárraga, +var. Fa.\*
11. Amblypygi. Charontidae. *Charinides bordoni*. C. Cerro Verde (Guasare). Zu.
12. Opiliones. Phalangodidae. *Vima chapmani*. C. Coy Coy Uria, C. Trueno, C. Zárraga. Fa.\*
13. Opiliones. Agoristenidae. *Phalangozea bordoni*. C. F.Zea (Guasare). Zu.
14. Opiliones. Agoristenidae. *Phalangozea undescrip.sp.* C. Los Laureles. Zu.

## Hexapoda.

15. Collembola. Onychiuridae. *Onychiurus acuitlapanensis*. C. de la Pared (Turk). Zu.
16. Blattaria. Blattellidae. *Paranocticola venezuelana*. C. del Tigre. Fa.\*
17. Coleoptera. Catopidae. *Neotropospeonella decui*. C. del Guácharo. Mo.\*
18. Coleoptera. Carabidae. *Speleodesmoides raveloi*. C. 6 de Cerro Viruela (Cerro Pintado). Zu.\*
19. Coleoptera. Dytiscidae. *Trogloguignotus concii*. C. Hueque 3. Fa.\* S.

## Pisces.

20. Siluriformes. Loricariidae. *Ancistrus galani*. C. Los Laureles. Zu. S.
21. Siluriformes. Trichomycteridae. *Trichomycterus guianense*. C. del Guácharo. Mo. S.
22. Symbranchiformes. Symbranchidae. *Symbranchus marmoratus*. C. del Agua. An. S.

Referencias: 1=RUFFO, 1957. 2=STOCK & BOTOSANEANU, 1983. 3=BOTOSANEANU, 1983. 4=BOTOSANEANU & VILORIA, 1993. 5=BRIAN, 1957. 6=VANDEL, 1968. 7=TRAJANO & GNASPINI-NETTO, 1993. 8=RODRÍGUEZ & BOSQUE, 1990. 9=RODRÍGUEZ, Com. pers., 1991. 10=RAVELO, 1975. 11=RAVELO, 1977. 12=RAMBLA, 1978. 13=MUÑOZ CUEVAS, 1975. 14=TRAJANO & GNASPINI-NETTO, 1993. 15=VILORIA *et al.*, 1992. 16=BONFILS, 1987. 17=PACE, 1983. 18=MATEU, 1978. 19=SANFILIPPO, 1958. 20=PÉREZ & VILORIA, 1994. 21=NALBANT & LINARES, 1987. 22=GALÁN, 1982.

Siglas Estados: Fa=Falcón. An=Anzoátegui. Mo=Monagas. Zu=Zulia.

Símbolos: \*=Citado en la sinopsis de DECU *et al.*, 1987. S=Stygobio.

## BIOLOGIA Y AMBIENTE

En este apartado mencionaremos las características más sobresalientes de las 22 especies troglobias de la presente sinopsis. Los comentarios incluyen aspectos taxonómicos, biológicos, ecológicos, biogeográficos y ambientales, destacando de modo especial los troglomorfismos de cada taxón, su relación con el ambiente subterráneo, características tróficas del biotopo de captura y datos varios sobre dieta, reproducción, y modo de colonización del karst cuando los hubiere. Las especies citadas en la sinopsis de DECU *et al.* (1987) serán tratadas de modo sucinto, dedicando mayor atención a presentar la información inédita o la que resulta difícil de consultar por estar muy dispersa en la bibliografía. Datos detallados sobre cada cavidad (descripción completa, planos, coordenadas) pueden consultarse en el *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* (sección Catastro Espeleológico Nacional), por lo que no serán repetidos aquí.

1. *Hyaella anophthalma* constituyó la primera forma troglobia (stygobia) de Amphipoda descubierta en Sud-América (RUFFO, 1957). En este continente faltan los Gammaroidea (grupo dominante de anfípodos en las aguas continentales del globo), con la excepción -insular- de dos especies del género *Falklandella* de las aguas superficiales de las Islas Malvinas (GALÁN, 1981). *Hyaella* pertenece a la superfamilia Talitroidea, la cual contiene el stock principal de anfípodos de las aguas continentales de Sud-América.

La superfamilia Talitroidea comprende 3 familias principales: Talitridae, que contiene verdaderos anfípodos terrestres; Hyaellidae, que comprende principalmente anfípodos de agua dulce; e Hyalidae, con representantes exclusivamente marinos. Las 3 familias tienen un origen marino que se remonta al Mesozoico y derivan de formas plesiomórficas de Hyalidae habitantes de playas arenosas y medio intersticial costero (GALÁN, 1984). La familia Hyaellidae contiene cerca de 50 especies, con un alto nivel de endemismo.

*H. anophthalma* es una forma depigmentada, carente de ojos, y sólo conocida de la localidad tipo: la cueva Hueque 3, en la Sierra de San Luis, Edo. Falcón. Es un stygobio estricto y el primer representante troglobio conocido de la familia Hyaellidae. Recientemente ha sido encontrada en Brasil una segunda especie troglobia -*Hyaella caeca*- colectada en la cueva de Tobias, Iporanga, Sao Paulo (PEREIRA, 1989).

*H. anophthalma* fue colectada inicialmente por N. Sanfilippo en 1956 y posteriormente por la SVE en 1971, pero no ha sido encontrada en ninguna otra ocasión (pese a haber sido buscada) ni en Hueque 3 ni tampoco en cavidades próximas de la misma Sierra. Su biotopo es un conjunto de pozas de agua y gours sobre pavimento estalagmítico existentes en la galería fósil principal. Esta galería presenta una pequeña actividad hídrica por filtraciones locales. En el biotopo de captura las aguas son ligeramente remansadas, a 19°C, y los ejemplares deambulan sobre el fondo (hábitos béticos) como los *Niphargus* en Europa. El material colectado comprende adultos de ambos sexos, hembras ovígeras y huevos. La especie es una forma omnívora-micrófaga.

Además de depigmentación y anoftalmia, rasgos que también pueden estar presentes en formas freáticas-intersticiales, *H. anophthalma* presenta otros troglomorfismos en su anatomía y fisiología, como: enorme desarrollo de la glándula antenal, branquias accesorias y branquias esternas en la superficie ventral de los segmentos del pereion 2-7, pequeño número de huevos (6 grandes huevos en una hembra de 7 mm, sólo 3 huevos en ejemplares de 4,6 mm) y gran tamaño de los mismos.

La ausencia de ojos y falta de pigmentación son consideradas adaptaciones al medio hipógeo; el desarrollo de la glándula antenal y de branquias accesorias son adaptaciones al habitat dulceacuícola pero a la vez a un habitat fluctuante o periódicamente poco oxigenado, lo que también es un rasgo frecuente en biotopos de anfípodos cavernícolas. El pequeño número de huevos y gran tamaño de los mismos son indicadores de una estrategia reproductiva de la "k", típica de una historia de vida stygobia (GALÁN, 1981; 1984).

*H. anophthalma* es una especie endémica de la Sierra de San Luis, macizo calcáreo de cerca de 1.500 m s.n.m., rodeado de zonas bajas xerófilas y limitado al N por el Mar Caribe. Esta especie stygobia es un relicto de una taxocenosis anterior de anfípodos ya desaparecida (la especie sobrevivió por su adaptación al medio hipógeo kárstico). La fluctuación de su población subterránea está correlacionada con cambios estacionales y anuales en la cantidad de lluvia (períodos alternos de sequía y lluvia), con probables explosiones demográficas en épocas de aguas altas.

2. *Metaniphargus venezolanus* es el primer representante de la familia Hadziidae -grupo con origen y distribución téthycos- descubierto en Sudamérica, en las aguas subterráneas. Forma stygobia, ciega, depigmentada, ha sido colectada en agua oligohalina de la Cueva de Morrocoy. Esta cavidad, localizada en un macizo kárstico costero, presenta comunicaciones freáticas entre el acuífero subterráneo y el mar. El biotopo de captura es un lago subterráneo de agua salobre y probablemente estratificada. La especie, de muy pequeño tamaño, es de origen marino (forma thalassostygobia) y está colonizando las aguas dulces del karst costero a partir del medio crevicular-intersticial litoral. Como otros anfípodos es una forma omnívora y micrófaga.

Los Hadziidae fueron descubiertos casi simultáneamente en la región Mediterránea (KARAMAN, 1932) y en el Caribe (STEPHENSON, 1933). La mayoría de ellos (19 géneros y 44 especies) son de pequeña talla y habitantes del medio intersticial-freático, salobre y costero. La mayoría de sus localidades están incluidas en antiguas áreas téthycas del Caribe y del Mediterráneo.

El género *Metaniphargus* comprende 12 especies caribeñas, todas ellas depigmentadas y anoftalmas. 11 de ellas habitan en aguas intersticiales cálidas, salobres o dulces, pero cercanas al mar, distribuidas en las islas de Aruba, Curaçao, Bonaire, St. Croix, Jamaica, Puerto Rico, Marie-Galante, Barbuda, St. Martin y Anguilla. Sólo una especie, *M. venezolanus*, alcanza el borde N del continente Sudamericano.

El género *Metaniphargus* fue establecido por STEPHENSON (1933). La especie tipo, *M. curasavicus*, fue dividida por

Stock (1977) en 3 especies (de Aruba, Curaçao y St.Croix) más una cuarta especie que dicho autor coloca en un nuevo género: *Saliweckelia holsingeri* (de Bonaire), considerando a este grupo como vicario del grupo Mediterráneo *Hadziia*, y representando, ambos juntos, un relicto de una familia téthyca. RUFFO (1982) ha considerado a *Metaniphargus* como un subgénero de *Hadziia*, mientras BARNARD & KARAMAN (1982) consideran al grupo como parte de un stock de Gammaridae. El hallazgo de recientes especies de hadziidos en las jóvenes islas volcánicas de Canarias, así como en California, Hawaii, Islas Carolinas y Reunión, han hecho que BOUSFIELD (1977, 1983) y HOLSINGER & LONGLEY (1980) consideren a los Hadzoidea como un grupo separado de anfipodos, y a los Hadziidae como una familia con adaptaciones intersticiales que ha evolucionado a partir del mar para colonizar aguas freáticas continentales, salobres y dulces (GALÁN, 1984).

*M. venezolanus* habita en una cueva del karst costero de Chichiriviche, en un lago subterráneo de aguas salobres, en oscuridad total, y muy próximo al mar. La especie exhibe troglomorfismos como anoftalmia y depigmentación (que también presentan otras especies intersticiales -no cavernícolas- del género), pero no presenta adaptaciones al habitat dulceacuícola tales como branquias accesorias o mayor desarrollo de la glándula antenal.

*M. venezolanus* es muy próximo a *M. longipes* (Stock, 1977) el cual fue primeramente descrito como *M. curasavicus* por STEPHENSEN (1933), de Aruba y oeste de Curaçao. El material venezolano se aproxima mucho a la descripción de Stock, pero posee algunas variaciones entre ejemplares de 5,25 mm de longitud y otros de 5 mm de longitud. Los primeros tienen 15 artejos en el flagelo de la antena 2, mientras que los últimos poseen 17 artejos y un dactylo más corto en el periópodo 5. VAN LIESHOUT (1983) ha hallado nuevo material de *Saliweckelia* de la Isla de la Tortuga (Venezuela), el cual es intermedio entre *S. emarginata* y *S. holsingeri* Stock (1977) de Bonaire y este de Curacao, y el cual era parte del material que utilizó Stephensen para la descripción de *M. curasavicus* de Bonaire; lo que indica que quizás sólo exista una única especie, variable, en esta área. VAN LIESHOUT (1983) señala la necesidad de realizar experimentos de hibridación para aclarar el problema de *Saliweckelia*, y una aproximación similar tendría que ser empleada para investigar el parentesco de *Metaniphargus venezolanus* con *M. longipes*.

3. *Cyathura univam* es también el primer representante de otra familia de crustáceos Isopoda (Anthuridae), de origen y distribución téthyca, la cual se creía no habitaba en las aguas dulces de América del Sur. Al igual que *M. venezolanus* fue colectada en agua oligohalina en la Cueva de Morrocoy. Es una especie stygobia, ciega y depigmentada, también de origen marino. Las características ecológicas son semejantes a las de la especie anterior. Dos especies del mismo género, *Cyathura orghidani* y *C. specus*, han sido encontradas en cuevas de la isla de Cuba (SILVA TABOADA, 1988).

4. *Zulialana coalescens* constituyó un nuevo género y especie de isópodo cavernícola. La familia Cirolanidae, a la cual pertenece, es un grupo téthyco, de origen marino, que

hasta el presente no contaba con representantes en las aguas continentales de América del Sur. Es una forma stygobia, depigmentada y anoftalma, de talla muy grande para el grupo (3 cm), con capacidad de volación y numerosos caracteres morfológicos distintivos, siendo los más conspicuos la coalescencia casi total del telson y los segmentos pleonales, y la acentuada reducción morfo-fisiológica de los urópodos. La especie ha perdido la capacidad de nadar, pero es un activo predador (omnívoro) que se alimenta de artrópodos del guano generado por una numerosa población de quirópteros que habita en la cavidad (ambiente meso o eutrófico). Aunque es una especie acuática, posee capacidad anfibia. Pertenece a un grupo de origen marino y comparte algunas afinidades morfológicas con otros géneros stygobios: *Faucheria* del sur de Francia, *Sphaerolana* de México, y *Skotobaena* del este de Africa; aunque no parece existir parentesco entre ellos. Los caracteres similares, en diversos grados, probablemente han sido adquiridos de manera independiente en cada género, durante una prolongada evolución en el medio dulceacuícola hipógeo.

5. *Neosanfilippia venezuelana* es el único representante de un género monoespecífico de isópodos terrestres, sólo conocido de la Cueva Hueque 3, cavidad fósil de ambiente oligotrófico. La especie es troglobia, anoftalma y con el cuerpo depigmentado. Detritívoro.

6. *Colombophiloscia cavernicola* es una especie troglobia, ciega y con el cuerpo depigmentado. Ha sido colectada en la región de Caripe en la Cueva de Quijano y en la Cueva del Guácharo. Ambas cavidades son hidrológicamente activas (recorridas por ríos subterráneos alóctonos que emergen a través de sus bocas de acceso). Pero, mientras el ambiente subterráneo en la Cueva de Quijano es oligo a mesotrófico, en la Cueva del Guácharo es marcadamente eutrófico, ya que en su galería principal habita una numerosa colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*). El "guano" de los guácharos (que comprende principalmente semillas y restos vegetales) sostiene una numerosa representación de invertebrados detritívoros y omnívoros (que predominan sobre los guanófilos) e incluso algunos vertebrados, como diversas especies de roedores.

7. *Prosekia* sp. es otro isópodo terrestre de caracteres troglomorfos. Su cuerpo es totalmente depigmentado. Fue colectado en las cuevas de Los Laureles y El Samán, sobre rellenos de semillas y detritos vegetales aportados por los guácharos. Es común en ambas cavidades, y también ocurre sobre guano de quirópteros. Ambas cavidades, hidrológicamente activas, forman parte de un vasto sistema subterráneo recorrido por las aguas del río Socuy, afluente del Guasare. Las cuevas poseen muy diversos biotopos, entre ellos grandes galerías habitadas por guácharos. Se trata en consecuencia de un ambiente marcadamente eutrófico. No obstante, TRAJANO & GNASPINI-NETTO (1993) señalan que en la Cueva del Samán, que posee una comunidad cavernícola altamente diversificada (más de 100 taxa de invertebrados reportados), este isópodo es la única forma troglobia entre los

invertebrados terrestres. Sus hábitos, como ha sido señalado, son detritívoros-guanófagos.

8. *Chaceus caecus* es la primera forma stygobia de cangrejos Pseudothelphusidae descubierta en América del Sur. Es una forma anoftalma, depigmentada, de forma estilizada y apéndices elongados. La puesta de huevos en el abdomen de cada hembra es baja en número (8 descendientes, en comparación con 25 a 125 en otros Pseudothelphusidae) y el tamaño de los juveniles con respecto a los adultos es comparativamente grande. Esto indica que los troglomorfismos incluyen cambios en su fisiología y reproducción, con tendencia a una estrategia de vida de la "k". Un trabajo reciente de RODRÍGUEZ & HERRERA (1994) muestra que los ojos de los juveniles no son tan reducidos como en los adultos, pero no poseen trazas de pigmento en la córnea. Este es un rasgo común con otros casos de troglobización, en los cuales en el desarrollo del aparato ocular hay una primera fase de ontogénesis progresiva, la cual se detiene y es seguida por una organogénesis destructiva, lo que da lugar a la anoftalmia en el estado adulto.

La especie fue descrita de la Cueva de Punto Fijo, en la cuenca del Guasare, pero posteriormente ha sido encontrada en otras cuevas de la región Guasare-Socuy, incluyendo el Sistema de El Samán (GALÁN, 1991). En total, son conocidas hasta ahora 7 localidades hipógeas: las cuevas de Punto Fijo, Los Laureles, El Samán, La Retirada, Sumidero de la Retirada, Los Cantos, y Veladero de la Retirada. En la Cueva de Punto Fijo la especie cohabita en el río subterráneo con otra población stygobia de peces *Trichomycterus*; el ambiente es oligo a meso-trófico; y en la entrada de la cavidad y exterior existe una especie stygófila relacionada, *Chaceus motiloni*, la cual no presenta troglomorfismos (es una forma robusta, oculada y pigmentada). Las otras localidades de *Ch. caecus* presentan condiciones variables, desde oligotróficas hasta eutróficas, aunque la especie es generalmente encontrada en la zona profunda en ambientes oligo a meso-tróficos.

Aunque la presencia de decápodos Pseudothelphusidae es común en muchas cuevas de Venezuela (particularmente es muy frecuente la especie troglófila *Eudaniela garmani*), el hallazgo de *Chaceus caecus* en las cuevas de la Sierra de Perijá en 1990 constituyó el primer ejemplo inequívoco de la existencia de formas claramente stygobias entre los representantes sudamericanos de este grupo zoológico.

9. *Eudaniela* undescrip. sp. La revisión del material colectado de Decapoda Pseudothelphusidae durante la década de 1980 en cuevas venezolanas, particularmente en el Oriente del país, mostró la existencia de varias especies nuevas, aún no descritas, y la extensión de la distribución de otras ya conocidas. Algunas formas troglófilas procedentes del Edo. Monagas (regiones de Mata de Mango y de Caripe) poseen ligeros troglomorfismos, como pereiópodos relativamente elongados o ligera depigmentación. Además, destaca el caso de una forma grácil, de talla pequeña, depigmentada y anoftalma, perteneciente al género *Eudaniela*. En opinión de Gilberto RODRÍGUEZ (1991, comunicación personal) es una nueva especie, stygobia. Debido a que se

colectaron pocos ejemplares, se ha creído conveniente esperar un poco para publicar su descripción contando con una muestra mayor.

La localidad de esta especie troglomorfa es la Sima de Narciso, situada en la parte alta de la Fila de las Cuevas, en la zona kárstica de Mata de Mango. La sima, de -140 m de desnivel, está habitada por guácharos, y consta de dos amplios pozos verticales paralelos que terminan en zonas inundadas (lagos), cuyo nivel fluctúa en correspondencia con el nivel piezométrico local de las aguas freáticas. Hidrológicamente esta sima forma parte del sistema de drenaje subterráneo de la Cueva Grande de Anton Goering. Los ejemplares de la forma stygobia de *Eudaniela* fueron colectados en 1979 en la zona profunda, terminal, de la cavidad. El ambiente es variable pero predominantemente eutrófico, debido a la gran cantidad de restos vegetales caídos, procedentes de la selva exterior, y al lavado de nutrientes del "guano" de guácharos por las aguas de infiltración.

10. *Charinides tronchonii* es una especie con ojos medios ausentes y el resto de los ojos reducidos, probablemente no funcionales. El cuerpo es levemente depigmentado. Colectada primero en la Cueva Hueque 2 (RAVELO, 1975), posteriormente ha sido observada en otras cavidades próximas (según CHAPMAN, 1980), como la Cueva del Trueno, Cueva Zárraga, Cueva del Burro, Cueva de Camburales, Cueva de Cuatro Vientos y Cueva de Macuquita. Generalmente se trata de amplias galerías fósiles, algunas de ellas con pequeños ríos subterráneos. En algunas de las cuevas predominan los ambientes oligotróficos, pero en otras los aportes externos pueden llegar a ser considerables. En Hueque 2 fueron colectados adultos y juveniles, en la zona profunda de la cueva, de ambiente oligotrófico. Como otros amblypygios, *Ch. tronchonii* es un depredador de artrópodos. Fue la primera especie troglobia de amblypygios encontrada en América del Sur y la tercera para América. Las otras dos especies, de cuevas de México, pertenecen a una familia distinta, Tarantulidae. Por tanto este es el primer Charontidae troglobio que se conoce.

11. *Charinides bordoni* constituye la segunda especie troglobia de amblypygios para América del Sur y la cuarta para América. Se distingue de *Ch. tronchonii* por la ausencia total de ojos, menor tamaño, diferente conformación del cefalotórax y del esternón. Como *Ch. tronchonii*, *Ch. bordoni* es ligeramente depigmentado, con el cuerpo pardo-rojizo pálido. Fue encontrada en la Cueva de Cerro Verde, cavidad inactiva de 1 km de desarrollo, pero la cual es inundada en períodos de aguas altas por el importante curso del río Guasare, que puede fertilizar los sedimentos de las galerías hasta las zonas más alejadas de la boca (ambiente variable, fertilización periódica). De esta especie fueron colectados adultos, subadultos y juveniles. Es en consecuencia un troglobio, de hábitos depredadores, con troglomorfismo más acentuado que en *C. tronchonii*.

12. *Vima chapmani* (RAMBLA, 1978) es la segunda forma troglobia conocida entre la nutrida representación de opiliones cavernícolas de Venezuela. Posee ojos reducidos, pero con la

retina pigmentada, mientras que el cuerpo -estilizado y gráciles fuertemente depigmentado. Ha sido colectado en la Cueva Coy Coy de Uria, Cueva del Trueno y Cueva Zárraga, cavidades éstas relativamente próximas entre sí. El ambiente en la Cueva Coy Coy de Uria es eutrófico (en la cavidad, fósil, habita una población de guácharos), mientras que en las otras dos cuevas predominan ambientes oligotróficos. Forma depredadora.

13. *Phalangozea bordoni*, nuevo género y nueva especie de opiliones, fue descrito en 1975 de la Cueva F. Zea, en la cuenca media del Guasare, su única localidad conocida. El género se caracteriza por tener el oculatorio imperceptible, sin armadura, ausencia de ojos, tergitos libres sin armadura, y presencia de órganos liriformes en la base de cada fémur en las patas ambulatorias y en el segundo artículo de los quelíceros. Color tenue, amarillento. Forma muy estilizada, sobre todo pedipalpos y patas ambulatorias. Por sus características y por sólo ser conocida del habitat subterráneo, se presume que se trata de una forma troglobia. Es un arácnido predador. La cueva consta de una galería fósil, abierta en el fondo de una dolina, la cual da acceso a otra galería recorrida a lo largo de 2 km por un caudaloso río subterráneo. Este río es un tramo de la circulación subterránea del Guasare, que inunda totalmente la galería activa durante la mayor parte del año. El ambiente es mesotrófico.

14. *Phalangozea* sp. constituye una nueva especie de opilión troglobio, hasta ahora sólo encontrado en la Cueva Los Laureles, cuenca del río Socuy, afluente del Guasare. La cueva, de 1,7 km, alberga un tramo del importante colector del extenso Sistema subterráneo de El Samán. En un tramo de la cavidad, próximo a la entrada, habitan guácharos y los ambientes predominantes son mesotróficos. En la cavidad habitan otras especies de opiliones, como *Avima venezolana* (de la misma familia, Agoristenidae), pero ésta es la única especie troglomorfa. Predador. En la cavidad habitan también otras formas troglobias: isópodos terrestres *Prosekia*, decápodos *Chaceus caecus*, y peces *Ancistrus galani* (los dos últimos stygobios). La Cueva Los Laureles es actualmente la cueva venezolana que alberga una mayor cantidad de formas troglobias (4 especies).

15. *Onychiurus acuitlapanensis* presenta caracteres troglomorfo y tamaño reducido (es un microartrópodo separado por tamizado y flotación de materiales del suelo y "guano" de guácharos), pero es el único entre los colémbolos de Turik que presenta troglomorfismos. A la vez, constituye el primer colémbolo troglobio para Venezuela. Esta cita extiende considerablemente su área de distribución, ya que previamente sólo era conocido de la localidad tipo: la Cueva de Acuitlapan, en el estado de Guerrero, México (PALACIOS VARGAS & DEHARVENG, 1982). La identificación, efectuada por J. Arbea y J. Calvo (Ver VILORIA *et al.*, 1992), corresponde a la descripción de *O. acuitlapanensis*, pero en mi opinión resulta difícil acreditar que una misma especie troglobia posea semejante distribución, salvo que se trate de un troglófilo "troglomorfo" del medio edáfico. Si éste no es el caso, es

probable que un examen más detallado revele diferencias específicas entre los ejemplares de las dos localidades. Aunque con algunas reservas, hemos creído conveniente incluir a la especie en esta sinopsis, aclarando que pudiera tratarse de una especie distinta (aunque anatómicamente muy semejante), o bien, de un troglófilo.

Los sistemas de cuevas de Turik, de amplias galerías, poseen una fauna cavernícola organizada en comunidades de gran biomasa y alta diversidad, con notables intercambios de materia y energía con el medio superficial y subsuperficial adyacente a las cuevas, y en general integradas por troglótenos y troglófilos. En la Cueva de la Pared habita una gran colonia de guácharos y el ambiente es eutrófico. La especie *O. acuitlapanensis* es de hábitos detritívoros.

16. *Paranocticola venezolana* es la segunda especie conocida del género (BONFILS, 1987), descrito de la Cueva de los Majaes, en Cuba (*Paranocticola cubana*). *P. venezolana* sólo es conocida de la Cueva del Tigre, localizada en un afloramiento calcáreo aislado en el Cerro Capadare, próximo a la península de Morrocoy. Ambas cavidades, la cubana y la venezolana, están situadas en zonas xerófilas. La forma cubana se encuentra en la cavidad en miles de ejemplares. La forma venezolana tiene el cuerpo depigmentado, apéndices alargados, mandíbulas fuertes y alas posteriores vestigiales. Es detritívora-guanófaga y ha sido colectada en las acumulaciones de guano provenientes de pequeñas colonias de *Desmodus rotundus* (quiróptero hematófago). Las dos especies son troglobios emparentados y su parentesco tiene valor paleogeográfico (al igual que otros grupos presentes en cuevas de ambos países, como isópodos terrestres, quilópodos y algunas familias de coleópteros), reforzando la idea del origen sudamericano de parte de la fauna cubana.

17. *Neotropospeonella decui* es el único representante de la subfamilia Bathysciinae descubierto en la región Neotropical. La especie fue colectada en el tamizado de restos vegetales provenientes del "guano" de la Cueva del Guácharo. La importancia biogeográfica de esta especie reside en el hecho de que los Bathysciinae (una subfamilia muy numerosa, que comprende más de 700 especies, la mayoría de ellos cavernícolas) previamente sólo eran conocidos de Europa (con la excepción de dos especies termitófilas de América del Norte). La especie es ciega, depigmentada, áptera y con aspecto foleunoide. Es una forma detritófaga que habita en una cavidad marcadamente eutrófica, con importantes acumulaciones de "guano" de guácharos.

E. TRAJANO (com. pers.) plantea dudas acerca de una posible confusión de este material con los de otra procedencia, debido a que la especie sólo es conocida a partir de dos hembras y no ha vuelto a ser colectada en la misma cueva a pesar de su búsqueda intensiva por el entomólogo S. Peck. Sin embargo, PACE (1986) y DECU *et al.* (1987) no han planteado ninguna duda en publicaciones posteriores, lo que nos inclina a creer en la validez del hallazgo.

18. *Speleodesmoides raveloi* es una forma troglobia, con ojos atrofiados, cuerpo depigmentado y alas posteriores

atrofiadas. Ha sido colectada en la Sima 6 de Cerro Viruela (macizo de Cerro Pintado), su única localidad conocida. Los carábidos troglobios eran desconocidos en América del Sur y escasos en América Central. La especie presenta parentesco con *Speocolpodes franiali*, descrito de una cueva de Guatemala. Sima 6 representa actualmente la estación más al sur poblada por carábidos troglobios. La cavidad, de ambiente oligotrófico, está situada a 3.240 m s.n.m., en una zona kárstica que ha sufrido la acción de fenómenos glaciares y periglaciares durante los episodios fríos del Pleistoceno. Por otro lado, la cavidad, aunque es una sima-cueva de pequeño desarrollo, es la única cavidad con espeleotemas encontrada en el macizo de Cerro Pintado. La especie es un depredador de microartrópodos.

Trajano (com. pers.) indica que sería la segunda especie troglomorfa para América del Sur, señalando que el carábido *Schizogenius ocellatus* se conoce desde 1972 en cuevas del Valle de Ribeira, Sao Paulo, Brasil. Recientemente ha sido señalada también la presencia de carábidos *Zuphiini* troglomorfos de cuevas en Bahía, Brasil (GNASPINI & TRAJANO, 1994; PINTO-DA-ROCHA, 1995).

19. *Trogloguignotus concii* es una forma stygobia, de pequeña talla, con el cuerpo depigmentado, y los ojos y las alas atrofiados. Sólo conocida de la Cueva Hueque 3, donde cohabita con *Hyaella anophthalma* y *Neosanfilippia venezuelana*. Es un predador acuático y el ambiente de esta cueva fósil es oligotrófico.

20. *Ancistrus galani* constituye el segundo pez troglobio descrito de cuevas venezolanas. Previamente era conocida una población troglomorfa de *Trichomycterus guianense* (NALBANT & LINARES, 1987; ANDRIANI, 1990).

*A. galani* pertenece a la familia Loricariidae, de la cual existe otra especie stygobia, *A. cryptophthalmus*, de cuevas en Goiás, Brasil (REIS, 1987). Por lo que constituye el segundo representante stygobio en la familia. La única localidad hasta ahora conocida de *A. galani* es la Cueva Los Laureles, integrante del Sistema hidrológico del Samán, en la Sierra de Perijá.

La especie difiere de todas las demás especies epígeas de *Ancistrus* por tener órbitas oculares muy reducidas, globos oculares ausentes o muy atrofiados (vestigiales), y cuerpo totalmente depigmentado. Difere de la otra especie stygobia del centro-este de Brasil por tener un diámetro orbital menor (10.1-12.4 veces la longitud de la cabeza en *A. galani* versus 13.7-23.8 en *A. cryptophthalmus*) y en otros menores pero consistentes detalles morfológicos (PÉREZ & VILORIA, 1994). En la cavidad habitan otras especies de peces, como: *Creagrutus hildenbrandi* (Characidae), *Lebiasina erythrinoides* (Lebiasinidae), *Pimelodella chagresi odynea* (Pimelodidae), y *Ancistrus brevifilis bodenhameri* (Loricariidae); todas ellas no-troglomorfos y de apariencia similar a las de sus poblaciones epígeas de áreas próximas, con la excepción de algunos ejemplares de *P. chagresi* que eran algo menos pigmentados.

PÉREZ & VILORIA (1994) consideran que *A. galani* está relacionado con el grupo de *Ancistrus* de la cuenca de

Maracaibo y que la similar apariencia de forma con *A. cryptophthalmus* es sólo un ejemplo de convergencia de fenotipos producida por similares presiones ambientales y ecológicas. En la Cueva Los Laureles predominan ambientes mesotróficos, y *A. galani* es una forma especializada, adaptada al ambiente hipógeo kárstico.

21. *Trichomycterus guianense*. Bajo esta denominación se incluye provisionalmente la población hipógea de *Trichomycterus* sp. de la Cueva del Guácharo. Inicialmente descrita como *Trichomycterus (=Pygidium) conradi*, NALBANT & LINARES (1987) establecen que *T. conradi* es sinonimia de *T. guianense*, perteneciendo la población de la Cueva del Guácharo a una subespecie distinta a la de la cuenca del Esequibo, en la cual se basó la descripción original. ANDRIANI (1990) demuestra que existen consistentes y significativas diferencias entre la población hipógea de dicha cueva y la población epígea de *T. guianense* del área de Caripe. Estas comprenden diferencias morfológicas externas (reducción ocular, diversos grados de depigmentación, alargamiento de las barbas nasales y rictales y del primer radio de la espina pectoral, en la población hipógea), internas (diferencias osteológicas, principalmente en la estructura de los huesos del cráneo: diferencias en la articulación de los metapterygoides, etmoides laterales, supracleiton, en el número de fontanelas frontales, y en el aparato de Weber), y diferencias ecológicas (distinta actividad y régimen alimenticio, estando la dieta de la población hipógea adaptada a los recursos que ofrece la biocenosis de la cueva). Debido a la falta de adecuado material de comparación y a la confusa posición taxonómica de este grupo de *Trichomycterus*, este último autor no se pronuncia sobre la denominación más adecuada para la población hipógea, aunque sugiere que las diferencias deben tener rango específico. Para los primeros autores, la reducción ocular es muy común entre los tricomicteridos; sugieren que la penetración en las cuevas de algunas poblaciones es debida a la ausencia de depredación y disminuida competencia interespecífica; y que esta penetración, que puede ser fortuita, con el tiempo se transforma en el único modo de vida de la especie, dando lugar a una especie troglobia (NALBANT & LINARES, 1987).

Las diferencias encontradas por ANDRIANI (1990) son desde luego de más valor y consistencia que las que diferencian a otras especies del grupo, y resulta claro que la población hipógea está adaptada al ambiente de la cueva, presenta troglomorfismos, y no habita en el medio epígeo, por lo que reúne todos los requisitos para ser considerada una forma stygobia.

No obstante, conviene destacar que los ejemplares más depigmentados se presentan en la zona profunda ("no-guanífera") de la cueva, mientras que en la "zona guanífera" habitada por guácharos (los primeros 800 m) los ejemplares son menos depigmentados aunque con ojos igualmente reducidos. La porción inicial de la cueva (primeros 200 m) se encuentra en penumbra y la acción de la luz parece influir en la formación de pigmentos en los ejemplares que frecuentan esta zona. ANDRIANI (1990) señala que en el interior de la cueva se encuentran individuos totalmente depigmentados, y que



parece existir una relación entre el grado de depigmentación y la talla; lo que sugiere que la depigmentación va aumentando con la edad debido a la falta de luz.

El ambiente en la Cueva del Guácharo es eutrófico en la "zona guanífera" y oligotrófico en la zona profunda "no-guanífera". A diferencia de la población epigea, cuya dieta consiste principalmente en larvas acuáticas de dípteros, la población stygobia de *Trichomycterus* sp. se alimenta de insectos adultos no-acuáticos (gran cantidad de restos del grillo troglófilo *Heterogryllus bordonii*), numerosos copépodos, partículas del sustrato, y restos de roedores, probablemente ahogados (restos de carne y piel de *Proechimys guyanensis* o *Heteromys anomalus*, ambos comunes en la cueva).

La variabilidad en la pigmentación de la población hipógea está asociada a la presencia de luz en parte de la "zona guanífera" de la cueva, a la vez que esta clina en la pigmentación indica que la forma stygobia no ha alcanzado un estado depigmentado estable. En otros troglobios, cuando la pigmentación no está controlada genéticamente, existe un control endocrino, que puede ser afectado por la presencia de luz, la cual estimula la producción de pigmentos. Cabe recordar que la depigmentación -como troglomorfismo- es un carácter muy variable en peces hipógeos, y también en otros vertebrados stygobios, cuya complejidad estructural es mucho mayor que entre los invertebrados. P.ej., el conocido urodelo stygobio europeo *Proteus anguinus* adquiere la pigmentación al ser cultivado en un medio iluminado. No obstante, la recuperación de pigmento en presencia de luz no representa la adquisición de la pigmentación normal de la forma epigea próxima.

22. *Symbranchus marmoratus* es un representante de la familia Symbranchidae (Symbranchiformes). La población hipógea de la Cueva del Agua (Guanta, Edo. Anzoátegui) sólo es conocida por la observación de dos ejemplares (uno de ellos colectado). El río subterráneo de la cueva contiene áreas permanentemente inundadas y es parte de una red hídrica temporal que drena directamente al mar (Quebrada La Sirena) y está aislada de la cuenca del Neverí por la fila montañosa del Cerro El Toro. El valle superficial, calcáreo, puede presentarse totalmente seco durante largos períodos, circunscribiéndose la circulación o presencia de agua a niveles freáticos subterráneos del acuífero kárstico. Por lo cual la población de la cueva puede ser considerada cavernícola-freática, no siendo conocidos representantes epígeos de *Symbranchus* en dicha cuenca kárstica.

La población hipógea presenta troglomorfismos, como depigmentación total, acentuada reducción ocular (ojos diminutos, recubiertos por la piel, no funcionales), y baja actividad metabólica (tasa standart reducida, con períodos de letargo). La depigmentación, como en el caso de *Trichomycterus guianense* de la Cueva del Guácharo, es un carácter variable. Varios peces troglobios, con depigmentación genética, oscurecen bajo la acción de la luz (formación de melanina), pero el funcionamiento de los melanóforos no es normal (TRAJANO, com. pers.). El ejemplar colectado, mantenido vivo en laboratorio en un medio iluminado,

readquirió una tenue coloración que puede ser incluida en el rango de la especie (GALÁN, 1982).

Los Symbranchidae neotropicales comprenden 2 géneros y 4 especies. Una de ellas, *Ophisternon infernale*, es un representante troglobio -ciego y depigmentado- confinado a las aguas subterráneas de los cenotes de Yucatán (Hoctum Cave). La familia posee otro representante troglobio en Africa, *Monopterus bouetti*, de las cuevas de Liberia.

El género *Symbranchus*, según la revisión de ROSEN & GREENWOOD (1976), sólo posee dos especies: *S. madeirae*, endémica de Bolivia, y *S. marmoratus*, de amplia distribución (desde México hasta Argentina). La separación entre ambas se basa principalmente en la coloración (forma moteada en *S. marmoratus*, forma gris en *S. madeirae*). *S. marmoratus* es una especie eurífaga y muy polimorfa, de posición sistemática incierta; probablemente comprende un grupo de especies con fenotipos poco diferenciados y cuya separación taxonómica requiere ser revisada mediante un análisis osteológico, merístico y morfométrico basado en muestras relativamente amplias. La población de la Cueva del Agua, provisionalmente incluida como *S. marmoratus*, reúne características suficientes para ser separada como una forma stygobia, y a la vez muestra que la coloración es un carácter inadecuado para basar en él la taxonomía del grupo. Geográfica, ecológica y probablemente a nivel reproductivo, la población de la Cueva del Agua es una forma separada, adaptada al ambiente subterráneo. Por ello, hemos creído conveniente incluirla en este estudio.

La Cueva del Agua, de 1,2 km de largo, consta de dos entradas y dos zonas ecológicas distintas. En la zona superior ("guanífera") de la cueva habita una colonia de guácharos y el ambiente es eutrófico, mientras que en la zona inferior hay varias colonias de microquirópteros y los ambientes son mesotróficos a oligotróficos; es en esta última zona donde habita *Symbranchus*, en un sector inundado de modo permanente y con extensas pozas de agua. En la cueva habitan roedores, entre ellos la rata acuática *Nectomys squamipes*. Entre los invertebrados es abundante el decápodo *Eudaniela garmani*. *Symbranchus* es un depredador, de hábitos omnívoros; posee especialización esofágica de respiración aérea y capacidad anfibia.

## DISTRIBUCION

Las especies citadas se distribuyen en tres regiones geográficas distintas, que a su vez pueden ser subdivididas en zonas kársticas menores (Tabla 1). Todas ellas están situadas en la parte Norte de Venezuela (Fig. 1). Pero, en la parte Norte existen además otras regiones y zonas kársticas en las que hasta el momento no han sido encontrados troglobios. Este es el caso de la región central (alrededores de Caracas; zonas de Salmerón-Capaya-Birongo; zona de morros, desde S.Juan a Macaira); otras zonas centro-occidentales (Serranía de Churuguara, La Taza, Jácura, etc.); la región de los Andes (estados Mérida, Lara, Trujillo); o el Sur de la Sierra de Perijá. Igualmente, hasta el momento no han sido encontrados troglobios en cuevas en cuarcitas de la región Guayana.

Las localidades con fauna troglobia han sido agrupadas en 10 zonas kársticas distintas, pertenecientes a tres grandes

regiones geográficas, del siguiente modo:

A. Región del Edo.Falcón: 1 = Sierra de San Luis (SL). 2 = Afloramiento de la Cueva del Tigre (Ti). 3 = Karst costero de Mayorquines-Morrocoy (Mo).

B. Región oriental (estados Anzoátegui-Monagas): 4 = Zona de Guanta, donde se localiza la Cueva del Agua (CA). 5 = Zona de Caripe, con los afloramientos de la Cueva del Guácharo, C. Gloria y C. Quijano (CG). 6 = Zona kárstica de Mata de Mango (MM).

C. Región del Edo.Zulia (partes central y norte de la Sierra de Perijá): 7 = Zona kárstica del bajo y medio Guasare, incluyendo a su afluente el Socuy (Gu). 8 = Zona de Cerro Pintado - Cerro Viruela (Pi). 9 = Mesa Turik (Tu). 10 = Afloramiento de la Cueva de Toromo, en la cuenca del Río Negro (T).

Cada región alberga asociaciones faunísticas distintas, con especies troglobias únicas en cada zona kárstica. Ninguna de las especies citadas se presenta simultáneamente en dos o más zonas distintas, aún en el caso de zonas incluidas en la misma región geográfica. De hecho, la distribución de la mayoría de las especies se restringe a una sola cavidad, o a unas pocas cavidades relativamente próximas de la misma zona.

Actualmente, la zona kárstica del Guasare (que es a la vez la más extensa zona kárstica del país) es la que exhibe una más alta diversidad, con 6 especies troglobias distintas, seguida por la Sierra de San Luis, en Falcón, con 5 especies troglobias distintas. El resto de las zonas kársticas poseen 1, o a lo sumo 2-3, especies distintas de troglobios.

La presencia de troglobios acuáticos (S) o terrestres (T) sigue también un patrón irregular, estando las distribuciones - a nivel específico- estrechamente relacionadas con factores hidrogeológicos y ecológicos locales.

Destaca el hecho de que 17 de las 22 especies sólo son conocidas de una única localidad. Los isópodos *Colombophiloscia cavernicola* y *Prosekia* sp., de 2 localidades. El opilión *Vima chapmani*, de 3 localidades. El decápodo *Chaceus caecus* de 7 localidades de la cuenca del Guasare-Socuy. Y ostenta el valor máximo el amblipigio *Charinides tronchonii*, el cual ha sido observado en 8 localidades próximas de la Sierra de San Luis. De modo parecido, la diversidad de la fauna troglobia en cada cueva individual es muy baja. La mayoría de las cavidades sólo poseen 1 especie troglobia, 3 cuevas poseen 2, dos cuevas (Hueque 3 y C. del Guácharo) poseen 3 especies troglobias, y el valor máximo es alcanzado por la C. de Los Laureles, con 4 especies distintas.

Aunque parte de estos resultados son debidos a que los muestreos han sido puntuales y efectuados con métodos de captura directos, los niveles de endemidad son muy elevados y las áreas de distribución de cada especie son muy reducidas. Algunas de las especies halladas, como luego será comentado, constituyen indicadores de gran valor biogeográfico.

Geológicamente, las zonas kársticas citadas incluyen calizas de distinta edad y litología, no existiendo una correlación entre estos factores y la distribución de formas troglobias. En la región del Edo.Falcón, la Sierra de San Luis está formada por calizas arrecifales de la Formación San Luis

Regiones Zonas kársticas	Falcón			An-Mo			Zulia			
	SL	Ti	Mo	CA	CG	MM	Gu	Pi	Tu	T
<b>Amphipoda</b>										
1. <i>Hyalella anophthalma</i>	S									
2. <i>Metaniphargus venezuelanus</i>			S							
<b>Isopoda</b>										
3. <i>Cyathura univam</i>			S							
4. <i>Zulialana coalescens</i>										S
5. <i>Neosanfilippia venezuelana</i>	T									
6. <i>Colombophiloscia cavernicola</i>					T					
7. <i>Prosekia</i> sp.								T		
<b>Decapoda</b>										
8. <i>Chaceus caecus</i>									S	
9. <i>Eudaniela</i> sp.									S	
<b>Amblypygi</b>										
10. <i>Charinides tronchonii</i>	T									
11. <i>Charinides bordoni</i>								T		
<b>Opiliones</b>										
12. <i>Vima chapmani</i>	T									
13. <i>Phalangozea bordoni</i>								T		
14. <i>Phalangozea</i> sp.								T		
<b>Collembola</b>										
15. <i>Onychiurus acuitapanensis</i>										T
<b>Blattaria</b>										
16. <i>Paranocticola venezolana</i>		T								
<b>Coleoptera</b>										
17. <i>Neotropospeonella decui</i>					T					
18. <i>Speleodesmoides raveloi</i>									T	
19. <i>Trogloguignotus concã</i>	S									
<b>Siluriformes</b>										
20. <i>Ancistrus galani</i>									S	
21. <i>Trichomycterus guianense</i>						S				
<b>Symbranchiformes</b>										
22. <i>Symbranchus marmoratus</i>						S				
<b>Subtotales</b>	5	1	2	1	3	1	6	1	1	1
<b>Totales</b>	8			5			9			

Tabla 1. Distribución de los taxa troglobios de Venezuela.

Las localidades geográficas están descritas en el texto. S=Troglobios acuáticos; T=troglobios terrestres.

(Terciario, Oligoceno), mientras que los afloramientos de las cuevas del Tigre y Morrocoy se desarrollan en calizas semejantes a las anteriores pertenecientes a la Formación Churuguara (Terciario, Oligoceno-Mioceno). En la región oriental, los afloramientos de la zona de Caripe se presentan en calizas arrecifales de la Formación El Cantil (Cretácico Temprano, Aptiense-Albiense), mientras que en las zonas de Guanta y Mata de Mango se trata de calizas pelágicas de ambiente euxínico de la Formación Querecual (Cretácico Tardío, Turoniense). En la región del Edo.Zulia, las cavidades que albergan troglobios en las 4 zonas kársticas citadas se desarrollan en calizas del Grupo Cogollo (Cretácico Temprano, Aptiense-Albiense).

Geográfica y climáticamente existe también una amplia gama de condiciones ambientales, sin estar asociada la presencia de troglobios a condiciones especiales. En el Edo. Falcón la mayoría de las cavidades de la Sierra de San Luis se localizan entre 800 y 1.200 m s.n.m., en zonas con cobertura de selva húmeda que reciben en torno a 1.500 mm de lluvia anual. En las zonas de las cuevas del Tigre (Cerro La Pastora, Capadare, 280 m s.n.m.) y Morrocoy (Chichiriviche, 20 m

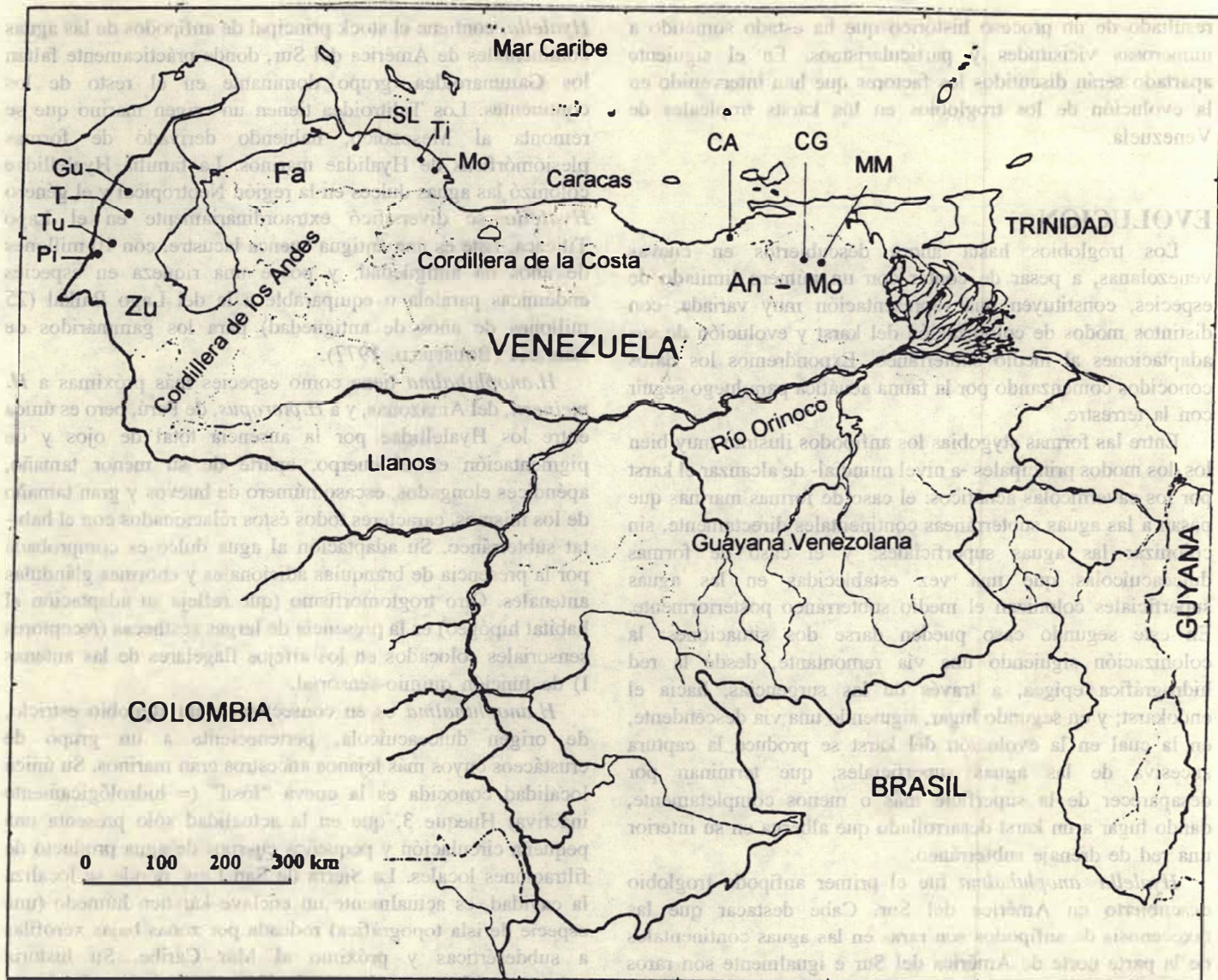


Fig. 1. Localidades con fauna troglobia y zonas kársticas de Venezuela.

s.n.m.), los ambientes son xerófilos, con vegetación baja e islotes de selva decidua, estas áreas reciben menos de 500 mm de lluvia al año.

En la región oriental, las cuevas de las zonas de Caripe y Mata de Mango se sitúan en promedio a 1.000 m s.n.m.; estas zonas presentan cobertura de selvas ombrófilas de montaña y son húmedas a muy húmedas, recibiendo de 2.300 (Caripe) a 3.000 mm (Mata de Mango) de lluvia anual. La zona de la Cueva del Agua (Guanta) se sitúa en cambio próxima al mar, a 500-600 m s.n.m., la cobertura natural es de selva decidua, y el ambiente está en el límite seco-húmedo tropical, recibiendo en torno a 800-1.000 mm de lluvia pero con un largo período seco anual y alternancia de años secos y húmedos.

En las partes norte y central de Perijá los ambientes son todos muy húmedos. La zona del Guasare-Socuy se sitúa entre 200-800 m s.n.m. y recibe 2.600 mm o más de lluvia anual. En Mesa Turik, a 2.000 m s.n.m., el ambiente es hiper-húmedo, con selvas nubladas de montaña y precipitaciones en torno a 4.000 mm/a. Cerro Pintado es igualmente un ambiente hiper-húmedo, con vegetación de sub-páramo, altitud de 3.200 m y lluvia en torno a 3.200 mm/a. Sólo la zona de Toromo, próxima

a Machiques, es algo menos húmeda; localizada a 400 m s.n.m., presenta cobertura de selva decidua y recibe aproximadamente 1.500 mm de lluvia anual.

En conjunto, la diversidad de condiciones ambientales es muy grande, y no pueden extraerse conclusiones generales en el sentido de que un factor ambiental en particular comande la distribución de troglodios de modo general. La mayoría de las especies citadas son endémicas y de distribución restringida; sin embargo, o de modo inverso, puede decirse que cada especie está asociada a condiciones particulares o locales las cuales, al no poder generalizarse, sugieren que los factores biológicos e históricos son los principales responsables de esta heterogeneidad en la distribución.

Las características biológicas de cada grupo zoológico, su potencialidad para colonizar el karst, las alternativas que se han presentado en la historia evolutiva de cada especie, en asociación con las condiciones locales (ecológicas, paleogeográficas y de desarrollo hidrogeológico de cada karst), han intervenido e influido con distinto peso en cada caso para producir un resultado local: en las taxocenosis resultantes la presencia de algunas formas troglodias es el

resultado de un proceso histórico que ha estado sometido a numerosas vicisitudes y particularismos. En el siguiente apartado serán discutidos los factores que han intervenido en la evolución de los troglobios en los karsts tropicales de Venezuela.

## EVOLUCION

Los troglobios hasta ahora descubiertos en cuevas venezolanas, a pesar de contar con un número limitado de especies, constituyen una representación muy variada, con distintos modos de colonización del karst y evolución de sus adaptaciones al medio subterráneo. Expondremos los datos conocidos comenzando por la fauna acuática para luego seguir con la terrestre.

Entre las formas stygobias los anfípodos ilustran muy bien los dos modos principales -a nivel mundial- de alcanzar el karst por los cavernícolas acuáticos: el caso de formas marinas que pasan a las aguas subterráneas continentales directamente, sin colonizar las aguas superficiales; y el caso de formas dulceacuáticas que una vez establecidas en las aguas superficiales colonizan el medio subterráneo posteriormente. En este segundo caso pueden darse dos situaciones: la colonización siguiendo una vía remontante, desde la red hidrográfica epígea, a través de las surgencias, hacia el endokarst; y en segundo lugar, siguiendo una vía descendente, en la cual en la evolución del karst se produce la captura sucesiva de las aguas superficiales, que terminan por desaparecer de la superficie más o menos completamente, dando lugar a un karst desarrollado que alberga en su interior una red de drenaje subterráneo.

*Hyaella anophthalma* fue el primer anfípodo troglobio descubierto en América del Sur. Cabe destacar que las taxocenosis de anfípodos son raras en las aguas continentales de la parte norte de América del Sur e igualmente son raros los anfípodos en las aguas subterráneas de Venezuela. En realidad, aparte de las dos especies stygobias citadas en esta sinopsis, sólo ha sido citado otro caso para Venezuela; se trata de la cita -dudosa- de CHAPMAN (1980) sobre la presencia de la forma epígea *Hyaella? meinerti* en la profunda sima Haitón del Guarataro (-305 m), localizada al igual que Hueque 3 en la Sierra de San Luis. En otras visitas a esta cavidad no se ha vuelto a encontrar anfípodos y la identificación (efectuado por J. STOCK) parece ser que presentó dudas, no existiendo aclaraciones posteriores sobre dicho material. Para el resto de América del Sur existen dos citas adicionales sobre hallazgos de anfípodos en cuevas. SILVA-BRUM (1975) describe un nuevo género y nueva especie que considera stygobia -*Spelaeogammarus bahiensis*-, la cual habita en varias cuevas del estado de Bahía, Brasil; el autor lista la especie como un bogidiellido, pero sus características y su aspecto corresponden más bien a un crangonyctido intersticial, sin branquias esternas (GALÁN, 1984). PEREIRA (1989) describe una nueva especie de *Hyaella* -*H. caeca*- de la cueva de Tobías, Sao Paulo, Brasil, existiendo otras especies troglófilas en cavidades de Brasil, donde los anfípodos no son raros en las aguas subterráneas (TRAJANO, com. pers.).

La superfamilia Talitroidea, a la cual pertenece el género

*Hyaella*, contiene el stock principal de anfípodos de las aguas continentales de América del Sur, donde prácticamente faltan los Gammaroidea, grupo dominante en el resto de los continentes. Los Talitroidea tienen un origen marino que se remonta al Mesozoico, habiendo derivado de formas plesiomórficas de Hyalidae marinos. La familia Hyaellidae colonizó las aguas dulces en la región Neotropical y el género *Hyaella* se diversificó extraordinariamente en el Lago Titicaca. Este es una antigua cuenca lacustre, con 10 millones de años de antigüedad, y posee una riqueza en especies endémicas paralela o equiparable a la del Lago Baikal (25 millones de años de antigüedad) para los gammáridos de Laurasia (BOUSFIELD, 1977).

*H. anophthalma* tiene como especies más próximas a *H. meinerti*, del Amazonas, y a *H. pteropus*, de Perú, pero es única entre los Hyaellidae por la ausencia total de ojos y de pigmentación en el cuerpo, aparte de su menor tamaño, apéndices elongados, escaso número de huevos y gran tamaño de los mismos, caracteres todos éstos relacionados con el habitat subterráneo. Su adaptación al agua dulce es comprobada por la presencia de branquias adicionales y enormes glándulas antenales. Otro troglomorfismo (que refleja su adaptación al habitat hipógeo) es la presencia de largas aesthecas (receptores sensoriales colocados en los artejos flagelares de las antenas I) de función quimio-sensorial.

*H. anophthalma* es en consecuencia un stygobio estricto, de origen dulceacuático, perteneciente a un grupo de crustáceos cuyos más lejanos ancestros eran marinos. Su única localidad conocida es la cueva "fósil" (= hidrológicamente inactiva) Hueque 3, que en la actualidad sólo presenta una pequeña circulación y pequeños cuerpos de agua producto de filtraciones locales. La Sierra de San Luis, donde se localiza la cavidad, es actualmente un enclave kárstico húmedo (una especie de isla topográfica) rodeada por zonas bajas xerófilas a subdesérticas y próximo al Mar Caribe. Su historia paleogeográfica supone la existencia de períodos climáticos más húmedos en el pasado, habiendo experimentado durante el Plio-Pleistoceno la alternancia de períodos secos y húmedos, glaciales e interglaciales, que acompañaron el desarrollo de la karstificación y erosión de superficie. Las grandes galerías "fósiles" de muchas cuevas de la Sierra fueron excavadas en fases húmedas anteriores y actualmente quedan como testigos de antiguos niveles de la circulación subterránea en el karst de la Sierra. El período actual es probablemente menos húmedo como producto también del avance de la denudación de superficie y hundimiento del drenaje subterráneo al avanzar la karstificación, lo que ha entrañado la desaparición casi completa del drenaje superficial. Probablemente, la extensión de la cobertura de selva húmeda se redujo recientemente, conservándose sólo en las zonas altas y de orientación NE donde, por efectos del relieve, las precipitaciones aún son importantes. A menores altitudes y en la periferia del macizo, selvas deciduas transicionales y arbustales secos dan paso rápidamente a formaciones vegetales xerófilas, en correspondencia con una drástica disminución de las precipitaciones.

Podemos suponer que en fases húmedas anteriores (y con la karstificación menos desarrollada) existían anfípodos en una

red hidrográfica epígea y que éstos colonizaron progresivamente el endokarst. La evolución subterránea de *H. anophthalma* se completó según un "modelo seco" o de progresiva karstificación y desertificación regional. Las cavernas jugaron en este modelo un papel de "habitat-refugio" al desaparecer en gran medida los enclaves húmedos de superficie. El avance del proceso implicó la desaparición de taxocenosis anteriores y la transformación de *H. anophthalma* en un stygobio estricto. Esta especie experimentó, paralelamente, una fuerte presión de selección hacia condiciones oligotróficas, adoptando una estrategia de vida basada en bajos requerimientos de energía; ésta, más que un paso de una estrategia reproductiva de la "r" a una estrategia de la "k", puede ser mejor definida como una estrategia de vida adecuada para un ambiente severo y pobre en alimento, la cual es denominada modelo de selección "A" o estrategia de adversidad (GALÁN, 1993).

Por otro lado, aunque la mayoría de los troglobios en las regiones tropicales son formas no-relictuales, el caso de *H. anophthalma* es un claro ejemplo de una especie relictiva, tanto en sentido biogeográfico como en el sentido de constituir un resto superviviente de una taxocenosis anterior de anfípodos. Incluso, desde un punto de vista geomorfológico, el karst de la Sierra de San Luis en su conjunto puede ser considerado una forma de relieve residual, o que está comenzando a ser residual. La mayor parte de las grandes galerías y grandes volúmenes subterráneos de la Sierra son hidrológicamente inactivos y corresponden a una fase de circulación anterior, parcialmente desmantelada; el drenaje subterráneo actual se ha hundido a niveles inferiores, las galerías activas actuales son pequeñas (sin existir grandes colectores) y los caudales son seguramente mucho más bajos que en fases anteriores de mayor humedad. Aunque parte de la circulación actual (sobretudo en aguas altas) reutiliza antiguas galerías, en esencia, la fase actual de karstificación tiene un carácter residual en comparación con fases anteriores. Vista la evolución del macizo de este modo, no sólo la especie citada sino también su habitat presenta un carácter relictivo. *H. anophthalma* representa una especie troglobia, endémica y relictiva, comparable desde todo punto de vista a los más clásicos ejemplos de cavernícolas relictuales de los karsts europeos.

*Metaniphargus venezolanus* representa un caso totalmente distinto. Colectado junto con el isópodo anthúrido *Cyathura univam* en aguas oligohalinas de la Cueva de Morrocoy, en el karst costero de Mayorquines, representa a una familia de crustáceos de origen y distribución téthycos, que se creía no habitaban en las aguas continentales de América del Sur. *M. venezolanus* tienen un origen marino directo, es decir, ha colonizado las aguas subterráneas del karst a partir del mar, faltando en las aguas dulces superficiales. Sus troglomorfismos incluyen la anoftalmia, depigmentación y elongación de los apéndices, pero no incluyen adaptaciones al habitat dulceacuícola tales como el desarrollo de branquias accesorias o mayor desarrollo de las glándulas antenales. Se trata en consecuencia de una forma thalassostygobia transicional, que está colonizando actualmente el medio hipógeo kárstico. Es en consecuencia una forma no-relictiva, en activo proceso de colonización del habitat hipógeo.

*M. venezolanus* es una especie muy próxima *M. longipes*, de Aruba y Curaçao, la cual es una forma intersticial. Con la excepción de *M. venezolanus*, todas las demás especies del género (12 en total) son habitantes de aguas marinas, salobres o dulces del medio intersticial costero de diversas islas del Caribe. Todas ellas son de pequeña talla, depigmentadas y anoftalmas. El género *Metaniphargus*, restringido al Caribe, es considerado vicario del género mediterráneo *Hadzia*, y en conjunto los Hadziidae (44 especies en 19 géneros) están distribuidos en antiguas áreas téthycas del Caribe y del Mediterráneo.

El género *Metaniphargus* es un relictivo, probablemente Cretácico, del Mar de Tethys, que ha poblado una variedad de habitats intersticiales, desde marinos hasta salobres y dulces, diferenciándose en diversas especies que han poblado el medio intersticial de las islas del Caribe. La especie *M. venezolanus* completa el rango de sus habitats potenciales, siendo un anfípodo cavernícola y el primer representante del grupo que alcanza las aguas dulces continentales de América del Sur. El origen de la especie es pues Caribeño y la colonización del karst es un proceso activo en la actualidad.

*Cyathura univam*, citado erróneamente en la sinopsis de DECU *et al.* (1987) como un anfípodo cyathúrido, es en realidad un isópodo anthúrido (BOTOSANEANU, 1983). El caso de *C. univam* es en todos los sentidos comparable al del anfípodo *M. venezolanus*, colectado en la misma localidad, la Cueva de Morrocoy. La familia Anthuridae es también un grupo de origen y distribución téthycos, y ambas especies ilustran la colonización directa de las aguas dulces del karst a partir del medio crevicular-intersticial del litoral marino.

GALÁN (1984) señalaba que la placa tectónica del Caribe era una de las más controversiales y faltaba una clara demarcación de sus límites, especialmente con la placa tectónica de Sud-América. El autor consideraba que la localidad de *M. venezolanus* era parte de la placa continental de Sud-América y veía como problemático, en términos biogeográficos, la cuestión de la posición del límite interplacas. La evidencia geológica reciente, aunque no exista aún una delimitación completa, ha dejado en claro que el borde norte de América del Sur es parte de la placa del Caribe y que toda la zona norte de Venezuela es una compleja zona de contacto, deformada y sobrecorrida hacia el norte. No hay en consecuencia obstáculo en atribuir a localidades del borde norte de Venezuela un carácter Caribeño, aunque el límite de placas no coincide con la línea de costa ni con el sistema de fallas transcurrentes de El Pilar - Caracas, como anteriormente había sido supuesto.

A nivel faunístico, la colonización de la zona norte de Venezuela admite faunas de ambas procedencias (del Caribe y de Sud-América), tanto para formas acuáticas como terrestres. El caso es comparable al de la Isla de Cuba, situada en una compleja zona de contacto entre la placa de Norte-América y la del Caribe, por lo que parte de la fauna cubana puede estar emparentada desde antiguo con la del norte de Venezuela y puede también compartir un origen Caribeño común, sin contar además con los casos de dispersión de faunas a través del arco de las Antillas o vía istmo de Panamá y península de Yucatán. Así, la familia Anthuridae posee dos

representantes cavernícolas en la isla de Cuba: *Cyathura orghidani* y *C. specus* (SILVA TABOADA, 1988), de cuevas en las provincias de Pinar del Río y Sancti Spíritus, respectivamente. El origen téthyco del grupo permite explicar este parentesco, que posee valor paleogeográfico. La presencia simultánea de especies cavernícolas del mismo género en Cuba y Venezuela confirma la hipótesis de relaciones paleogeográficas desarrolladas a partir de la evidencia geológica.

*Cyathura univam* pertenece a un género de origen téthyco y sus especies cavernícolas actuales ilustran el paso del medio marino al karst a través del intersticial y del medio hipógeo costero. Este proceso sigue activo en la actualidad.

El isópodo cirolánido *Zulialana coalescens* representa otro caso, diferente al de *Cyathura univam*. La familia Cirolanidae está muy bien representada en las aguas dulces subterráneas. Aunque la mayoría de los cirolánidos son marinos, algunos géneros tienen representantes marinos a la vez que especies cavernícolas, y existen otros géneros y especies exclusivamente cavernícolas. 56 especies de cirolánidos, pertenecientes a 18 géneros distintos, han sido encontrados en habitats acuáticos subterráneos. Entre éstos, el género monoespecífico *Faucheria* (del sur de Francia), *Skotobaena* con dos especies (del Este de África), *Sphaerolana* con dos especies (de México), y el recientemente descrito y monoespecífico *Zulialana*, constituyen un grupo enteramente adaptado a la vida subterránea. Todos ellos comparten tres importantes caracteres, nunca hallados en los cirolánidos marinos: la habilidad de enrollar el cuerpo como una bola, la avanzada coalescencia de los pleonitos con el telson, y la reducción y anquilosamiento de los urópodos (BOTOSANEANU & VILORIA, 1993).

*Zulialana coalescens* es un stygobio estricto, depigmentado y anoftalmo, y es un gigante entre los cirolánidos stygobios (3,5 mm de longitud en *Faucheria*, 1,7-2,2 cm en *Skotobaena* y *Sphaerolana*, 3 cm en *Zulialana*). Otros troglomorfismos incluyen antenas con numerosos artejos flagelares, con numerosas aesthecas en la antena I y numerosas sedas en la antena II; numerosas sedas también en los pereiópodos. La avanzada coalescencia de los segmentos pleonales y el telson, y la reducción de los urópodos, no son conocidos entre los cirolánidos marinos, lo que sugiere que la evolución de *Zulialana* en las aguas dulces subterráneas ha sido un proceso de larga duración.

El río subterráneo de la Cueva de Toromo, en el cual habita *Zulialana*, drena subterráneamente a la cuenca del Río Negro. La localidad está situada a 40 km de distancia del Lago de Maracaibo y a 150 km del Mar Caribe. Su altitud es de 400 m s.n.m. Cabe destacar que no son conocidos isópodos acuáticos en las aguas superficiales de la Sierra de Perijá. Aunque se desconoce todo lo relativo a su probable ancestro marino, todo sugiere que la colonización del karst y la evolución subterránea de *Zulialana* han sido procesos de larga duración. Si ésta siguió una fase dulceacuícola intersticial previa a su ingreso al habitat hipógeo, sin duda ésta fue muy antigua, ya que el gigantismo de la especie supone una larga evolución en cavernas o espacios mucho más amplios que los intersticios entre granos de sedimentos. Si la colonización fue más directa,

desde el medio crevicular marino a la cueva, dada la localización de la cavidad y la evolución geológica de la región, el proceso fue igualmente muy antiguo. En todo caso, *Z. coalescens* constituye una forma relictiva, sin parientes espacial o temporalmente próximos. El grupo al que pertenece era desconocido en las aguas continentales de América del Sur.

Entre los decápodos, *Chaceus caecus* y *Eudaniela* sp. representan dos stygobios de origen reciente. Ambos tienen parientes epígeos próximos. Para *Ch. caecus*, la forma stygófila *Ch. motiloni* cohabita en la zona de entrada de algunas cuevas y en el medio epígeo de la misma región kárstica de Perijá, aunque los caracteres de ambas especies son marcadamente diferentes. Del mismo modo la forma troglomorfa de *Eudaniela* posee especies próximas en el medio epígeo y cuevas de la zona kárstica de Mata de Mango. Evidencias recientes (RODRÍGUEZ & HERRERA, 1994) muestran que los caracteres troglomorfos en *Ch. caecus* sólo están plenamente desarrollados en los adultos. Otras especies stygobias de Pseudothelphusidae son también conocidas de cuevas en América Central y Colombia.

En conjunto, cabe suponer que la evolución subterránea de estos decápodos stygobios fue paralela a las últimas fases de karstificación regional, y procedió al ir desarticulándose la red hidrográfica epígea, dejando aislados sistemas subterráneos, sólo conectados con la red normal a través del acuífero kárstico, sus sumideros y surgencias. Las distancias que separan las distintas localidades de *Ch. caecus* y su continuidad hidrogeológica indican indirectamente que el intercambio reproductivo entre las distintas poblaciones es posible y las comunicaciones se efectúan a través de una extensa red hipógea (de 25 km de amplitud). El área más reducida ocupada por *Eudaniela* sp. parece estar asociada a una karstificación más avanzada que ha fragmentado el macizo en varios sistemas independientes, no-interconectados, aunque también pudiera tratarse simplemente de características hidrogeológicas locales.

La no existencia de intergradación o clinas con formas epígeas próximas muestra que la evolución subterránea stygobia ha sido completada. Esta pudo efectuarse en el Pleistoceno Tardío, o incluso en el Holoceno, como lo sugiere el troglomorfismo incompleto de los juveniles. Los pocos datos reproductivos (pocos juveniles, de talla grande) indican no obstante que *Ch. caecus* ha adoptado una estrategia de vida según un modelo de selección "A" o estrategia de adversidad. Ello indica una adaptación a condiciones oligotróficas no consistentes con la relativa abundancia de alimento en sus localidades actuales, lo que sugiere cierto grado de antigüedad del proceso.

El coleóptero *Trogluignotus concii* es una forma dulceacuícola, freatobia, que ha colonizado el karst siguiendo una vía descendente a partir de una red epígea. Esta ha seguido el hundimiento de las aguas superficiales al progresar la karstificación del macizo. Su ingreso a las cuevas pudo haber sido un proceso voluntario, activo, pero quedó como un relicto de una taxocenosis anterior. Su evolución cavernícola puede estar asociada a la existencia de fases climáticas secas pleistocenas, o bien, a la desecación de superficie como producto del avance de la karstificación. Su troglomorfismo

poco acentuado sugiere que es un troglobio reciente.

*Ancistrus galani* es probablemente la forma stygobia más modificada entre los peces conocidos de cuevas venezolanas. La familia Loricariidae, a la cual pertenece, no es muy propensa a habitar en cuevas (en comparación con otras familias más cavernícolas, como Trichomycteridae, Pimelodidae, Characidae). Hasta el trabajo de REISS (1987) no eran conocidos loricáridos stygobios; de las dos especies stygobias ahora conocidas, *A. galani* es más troglomorfa que *A. cryptophthalmus* de Brasil.

PÉREZ & VILORIA (1994) consideran que esta especie está relacionada con otros *Ancistrus* de la cuenca del Lago de Maracaibo, particularmente con la forma epígea *A. brevifilis bodenhameri*, con la cual cohabita en la misma cavidad. VILORIA considera sin embargo que esta especie stygobia (y probablemente toda la fauna stygobia de la Sierra de Perijá) podría haberse desarrollado muy aislada de otras poblaciones epígeas durante el Pleistoceno final (entre 20.000 y 13.000 años AP), y que la confluencia de especies alopátricas ha ocurrido recientemente. *A. galani* sería una forma especializada en el medio acuático hipógeo, mientras *A. b. bodenhameri* podría ser un descendiente directo de un ancestro epígeo común, cuya población está colonizando las aguas subterráneas en época reciente, cuando *A. galani* ya está enteramente establecido.

Esta visión es compartida, aunque sin proponer fecha alguna. Particularmente nos parece correcta tanto para *A. galani* como para el decápodo *Chaceus caecus*. El acentuado troglomorfismo de ambas especies sugiere que su evolución subterránea ha requerido de cierto tiempo, a la vez que sus diferencias con formas epígeas taxonómicamente próximas indican un desarrollo separado, probablemente a partir de un ancestro epígeo común. Esto puede haber ocurrido en distintas fases del Pleistoceno, no necesariamente en la parte final. Sin embargo, en el caso del cirolánido *Zulialana coalescens*, como ha sido comentado, la antigüedad del proceso parece haber sido mucho mayor.

El caso de *Trichomycterus* cf. *guianense* y *Symbranchus* cf. *marmoratus*, por su troglomorfismo menos acentuado y mayor similitud con sus epígeos relativos más próximos, sugieren una evolución subterránea reciente. Esta ha seguido una vía remontante, a través de las surgencias, y su relativo aislamiento en el habitat hipógeo parece estar asociado a la fase actual de karstificación. Los ambientes de las poblaciones hipógeas de ambas especies, y los de sus relativos epígeos, son marcadamente diferentes, gran parte del año están aislados unos de otros, y sólo existe comunicación hídrica directa entre ambos durante los períodos lluviosos. La comunicación hídrica directa (epígea) entre el río subterráneo de la Cueva del Guácharo y la quebrada Cerro Negro se produce cíclicamente cada año, mientras que la comunicación hídrica entre el río de la Cueva del Agua y la quebrada La Sirena puede tener una periodicidad plurianual; en esta zona la información de campo y los datos climatológicos indican que existen ciclos de 7 años alternativamente húmedos y secos.

ANDRIANI (1990) sugiere que la existencia de épocas de reproducción distinta para las poblaciones hipógea y epígea de *Trichomycterus* podrían asegurar el aislamiento

reproductivo de ambas poblaciones. Este, u otros factores etológicos (o biológicos), se constituirían en eficaces modos de segregación interespecífica, tanto para *Trichomycterus* como para *Symbranchus*. Para confirmar este aspecto, lógicamente, se requiere investigación adicional.

Para los troglobios terrestres, la información disponible es más escasa. De modo general la antigüedad del proceso de evolución subterránea parece ser menor que para los cavernícolas acuáticos, aunque la información biogeográfica sugiere que en el caso de algunas especies el proceso puede ser antiguo.

Los isópodos *Neosanfilippia venezuela*, *Colombophiloscia cavernicola*, y *Prosekia* sp., son formas detritívoras, muy higrófilas, y -al parecer- colonizadores recientes. Su habitat actual se caracteriza por la relativa abundancia de alimento, pero la troglobización pudo tener lugar en el pasado, asociada a condiciones oligotróficas. En el caso de *Neosanfilippia venezuelana* ésto parece más probable, tanto por su mayor separación taxonómica, como por el hecho de habitar en una cueva fósil de una zona kárstica residual. Esta especie puede constituir un relicto de una taxocenosis anterior, como lo sugieren los datos inferidos a partir de los anfípodos. El ambiente de la cueva es actualmente oligotrófico.

Los amblypygios *Charinides tronchonii* y *Ch. bordoni*, y los opiliones *Vima chapmani*, *Phalangozea bordoni* y *Phalangozea* sp., parecen ser también cavernícolas recientes. Todos ellos son predadores. La comparación entre unas y otras especies muestra que los troglomorfismos son más acentuados en *Charinides bordoni* y *Phalangozea bordoni*, ambos de la cuenca del Guasare. Esto en parte anula o se opone a lo supuesto en el párrafo anterior en relación al isópodo *Neosanfilippia venezuelana*. En este caso las especies habitantes de la Sierra de San Luis (*Charinides tronchonii* y *Vima chapmani*) son troglobios menos modificados, aunque su habitat subterráneo parezca tener mayor antigüedad. Esto sugiere que no hay una relación directa entre la antigüedad del habitat y el desarrollo de troglomorfismos. A partir de cierto grado de desarrollo del karst, éste puede ser colonizado, y la evolución subterránea puede completarse con rapidez aún en el caso de que la colonización del habitat hipógeo sea reciente. Inversamente, un karst antiguo, en parte de carácter residual, no necesariamente ha tenido que ser poblado desde antiguo. La diversidad de situaciones puede ser muy grande y reconstruir la historia evolutiva de cada especie troglobia en particular es un ejercicio en gran medida especulativo, por lo que conviene evitar las generalizaciones simplistas y mantener una gran reserva sobre la validez de las hipótesis que aparentemente parecen más probables.

En el caso del colémbolo *Onychiurus acuilapanensis*, de Mesa Turik, puede decirse que es el único caso que no constituye una forma endémica y de distribución restringida. Su presencia en una cueva de México, además de en Turik, sugiere que la especie poseía una muy amplia distribución, que ha quedado progresivamente confinada en enclaves de montaña, y que ha desaparecido de amplias regiones intermedias. O tal vez habite en otras cuevas o en el medio edáfico (en cuyo caso sería un troglófilo) y su distribución disyunta sólo refleje cuán poco ha sido investigado el medio

hipógeo en la región Neotropical. El parentesco de algunos troglobios del Edo. Zulia con especies o géneros próximos centroamericanos (ejemplos en *Chaceus*, *Charinides*, *Speleodesmoides*) muestra a la vez el emparentamiento faunístico que existe entre la fauna de la Sierra de Perijá y la de otros lugares de Centro-América.

*Paranocticola venezuelana* muestra a su vez las afinidades y relaciones paleogeográficas que existen con la espeleofauna cubana. Como en el caso antes citado de *Cyathura univam*, éstos datos refuerzan la idea de un origen sudamericano para parte de la fauna cubana. En ambos casos se trata de géneros distribuidos en cuevas de Cuba y Venezuela, pero con especies distintas. Las formas ancestrales, de las cuales derivan las especies cavernícolas actuales, pueden ser considerablemente antiguas, como lo sugiere el dato paleogeográfico, pero la evolución cavernícola de las especies actuales no es necesariamente antigua. Sus caracteres poco modificados sugieren que se trata de cavernícolas recientes (aunque sus ancestros sean antiguos).

Los dos casos de coleópteros que quedan por comentar (el catópido detritívoro *Neotropospeonella decui* y el carábido predador *Speleodesmoides raveloi*) son los que parecen reunir, entre los troglobios terrestres, la mayor evidencia para sugerir una hipotética pero muy probable gran antigüedad de su instalación en el habitat hipógeo, aunque la misma puede ser también relativizada.

*Neotropospeonella decui* pertenece a una subfamilia casi exclusivamente Paleártica. Los ancestros en su línea filética son formas relictas, que nos retrotraen al tiempo de la Pangea, cuando el Océano Atlántico aún no se había formado. Los supervivientes de este linaje, ampliamente diversificado durante el Terciario en Europa, y muchos de los cuales dieron origen a formas cavernícolas, desaparecieron progresivamente en la región Neotropical. *Neotropospeonella* es un género relicto. Su ingreso en el medio hipógeo y su evolución subterránea para dar origen a la forma viviente *N. decui* son consistentes con una considerable antigüedad, difícil de precisar. Su troglomorfismo, para el grupo al cual pertenece, es normal y comparable al de otros Bathysciinae de cuevas de Europa, considerados de origen Terciario. Sin embargo, *N. decui* es un detritívoro que se alimenta actualmente de restos vegetales del "guano" de guácharos, lo cual -desde un punto de vista trófico- no parece ser un medio de gran antigüedad. Podría darse el caso de que sus ancestros más próximos en el tiempo habitaran en la litera de bosques húmedos tropicales, o en biotopos crípticos subsuperficiales, y que su colonización del habitat hipógeo haya tenido lugar durante el Cuaternario, incluso en fechas relativamente recientes. Lo que parece claro es que sus más próximos parientes epigeos han desaparecido también, ya que no han sido encontradas formas próximas a pesar de que el medio hemiedáfico en la región ha sido investigado. *N. decui* es el único superviviente de un antiguo linaje, sólo es conocido de la Cueva del Guácharo, y es el único representante de un grupo del cual se desconocía su existencia en América del Sur.

*Speleodesmoides raveloi* es un troglobio, predador, menos troglomorfo que la especie anterior. Hasta el momento de su descubrimiento en una cueva de Cerro Pintado, los carábidos

troglobios eran desconocidos en América del Sur. O bien constituyen la segunda cita para el continente suramericano, en caso de ser *Schizogenius ocellatus* (de Brasil) una forma troglobia, como lo consideran GNASPINI & TRAJANO (1994). Sus parientes taxonómicamente más próximos (*Speleocolpodes*) son también geográficamente más cercanos (cuevas de Guatemala). La localidad en que habita está situada a considerable altitud (3.200 m); esta región de Perijá muestra claras huellas del glaciario Pleistoceno a altitudes por encima de los 2.700 m. Por otro lado, los troglobios europeos de esta familia son formas de origen nivícola (subfamilia Trechinae), aunque también existen géneros tropicales más próximos en la subtribu Agonini. Todo ello sugiere que *Speleodesmoides* es un relicto de origen glaciario, el cual se especializó en el medio hipógeo al concluir algún período frío Pleistoceno y disminuir la humedad en sus habitats epigeos. Además de una forma relicta en sentido biogeográfico, es también un relicto climático de una fase fría. Su evolución subterránea fue completada en condiciones de adversidad y actualmente la especie vive confinada en las cuevas en un habitat marcadamente oligotrófico.

## DISCUSION

La representación de troglobios hasta ahora conocidos en los karsts tropicales de Venezuela, muestra que éstos constituyen un conjunto muy diverso y heterogéneo, de distinta procedencia, variablemente modificados, habitan en cuevas bajo muy diversas condiciones tróficas, y sus modos de colonización y evolución subterránea sugieren muy diversos tiempos de permanencia en el habitat hipógeo.

Los casos comentados en el apartado de Evolución muestran que la antigüedad y duración de los procesos es muy variable, existiendo desde auténticas formas relictas (de gran antigüedad) hasta otras no-relictuales (que han completado su evolución troglobia en épocas muy recientes). Se ha mostrado también ejemplos en los cuales formas poco troglomorfas pueden derivar de ancestros que, según evidencias paleo y biogeográficas, son muy antiguos. La antigüedad de los cavernícolas puede admitir así muy diversas interpretaciones y sin duda sería necesaria evidencia fósil para poder reconstruir la historia evolutiva en cada línea filética en particular.

Lo que sí resulta claro es que las cavernas de Venezuela albergan una representación de troglobios por demás interesante y cuya simple existencia permite desechar algunas generalizaciones muy esquemáticas que eran ampliamente aceptadas en medios bioespeleológicos hasta hace relativamente poco tiempo. Entre estas ideas a invalidar pueden ser mencionadas las siguientes:

(1) Que los troglobios y los troglomorfismos son poco frecuentes bajo clima tropical.

(2) Que los troglobios son únicamente supervivientes de antiguas líneas filogenéticamente seniles.

(3) Que la evolución de los troglobios ha estado comandada por cambios paleogeográficos y paleoclimáticos, los cuales tomaron inhabitable el habitat epigeo, forzando la especialización en las cuevas, concebidas éstas como refugio pasivo.



(4) Que es indispensable el aislamiento genético, por medio de la extinción de las poblaciones epígeas próximas, para que los cavernícolas potenciales puedan evolucionar como troglobios.

(5) Que la presión de selección comanda el proceso de evolución cavernícola, y que en cuevas con un alto input de energía como las cuevas tropicales, donde la biomasa es grande y su producción es ininterrumpida, puede esperarse que la presión de selección no sea muy fuerte, la tasa evolutiva no sea muy alta, y que la apariencia de los troglobios tropicales no sea tan modificada como entre los de latitudes templadas.

(6) Que los troglobios tropicales son en todos los casos formas no-relictuales.

(7) Que la apariencia modificada de los troglobios guarda una relación directa con la antigüedad del poblamiento del habitat hipógeo.

La diversidad de situaciones mostrada por los troglobios tropicales de Venezuela destaca lo difícil que resulta generalizar en bioespeleología y que, precisamente, las generalizaciones constituyen una de las mayores fuentes de error. Lo que puede ser válido para una especie troglobia no lo es necesariamente para otra; las condiciones locales que presenta un karst no operan de la misma forma en todos los grupos zoológicos; diversos factores pueden intervenir de distinto modo en la historia evolutiva de cada organismo. En resumen, las formas troglobias existentes son el resultado local, que ha llegado a nuestros días, de un largo y complejo proceso histórico.

Ha sido mostrado que no existe un denominador común de condiciones geológicas, geográficas, climáticas, o ambientales, que determine o comande la presencia y distribución de las formas troglobias en Venezuela, y que sobre cada especie han operado factores y condiciones particulares, que no son generalizables. El resultado es la enorme heterogeneidad existente.

Particularmente, los casos de factores ambientales que se esgrimen como responsables de una situación, pueden ser cuestionados cuando se encuentran ejemplos contradictorios. Puede servir de ejemplo la explicación propuesta por TRAJANO & GNASPINI-NETTO (1993), para la fauna troglobia del Sistema del Samán, la cual se opone a la hipótesis sugerida por PÉREZ & VILORIA (1994). Para los primeros autores la rareza de troglobios terrestres en dicho sistema hipógeo podría ser explicada por la constancia de las condiciones ambientales en el habitat epígeo durante el último millón de años; la región habría sido un "refugio" forestal, húmedo, con fluctuaciones no-pronunciadas o sin ellas; citan a este respecto a otros autores que han postulado la teoría del "refugio" para la región durante el último período glacial, entre 18.000 y 13.000 años AP. Para los segundos autores, en cambio, la fauna stygobia de Perijá se habría desarrollado muy aislada de las poblaciones epígeas durante el Pleistoceno (particularmente entre 20.000 y 13.000 años AP). Obviamente, si han existido fluctuaciones más o menos marcadas (alternancia de períodos húmedos y secos) asociadas al glaciario Cuaternario, éstas han debido actuar de modo similar en los dos casos, o al menos no de una manera en un caso y del modo opuesto en el otro. En el ejemplo concreto de la región Guasare-Socuy, nos inclinamos a creer

que sí han existido variaciones de humedad, repetidas veces, y que en el caso de la fauna acuática hay que tener también en cuenta el avance de la karstificación y el progresivo hundimiento del drenaje epígeo. Pero teniendo presente, como visión de base, que la especialización en el habitat hipógeo es un proceso activo, comandado por los propios organismos; éste ocurre voluntariamente entre los cavernícolas potenciales, y no es un simple resultado pasivo de variaciones paleoclimáticas. Una vez ocurrida la evolución troglobia, o simultáneamente con ella, los cambios paleogeográficos y paleoambientales podrán dar origen a numerosos procesos de microevolución y formación de endemismos, los cuales son muy frecuentes tanto en cuevas como en otros habitats epígeos tales como islas oceánicas. El avance de la karstificación actúa también en este sentido, de creación de "islas" biológicas.

La relativa rareza de troglobios en Mesa Turik tampoco puede ser simplemente explicada por factores ambientales. Existen interesantes troglobios en la cuenca media del Guasare-Socuy (a menor altitud) y también en Cerro Pintado (a mayor altitud), por lo que podría pensarse más bien que Turik reuniría condiciones óptimas para la presencia de troglobios. Del mismo modo podría ser comparada la región húmeda de Salmerón-Capaya-Birongo, donde hasta ahora no se han encontrado troglobios, con la también húmeda región de Caripe-Mata de Mango, donde sí los hay. Probablemente, no existe un único factor ambiental que pueda aportar la explicación de tales diferencias.

También ha sido comentado que al comparar especies troglobias del mismo género (en amblypygios y opiliones), unas de la Sierra de San Luis y otras del Guasare, las formas más troglomorfadas se presentan en la zona aparentemente menos propicia (karst más húmedo del Guasare). A la vez, la Sierra de San Luis presenta, en otros grupos zoológicos, formas troglobias muy modificadas y de carácter relicto.

Si se separa tajantemente la evolución cavernícola en dos eventos (colonización de las cuevas -origen de los troglófilos- y aislamiento y posterior especialización -origen de los troglobios-), se excluyen todas las posibilidades de especiación simpátrica y parapátrica, las cuales han sido propuestas muchas veces para explicar la alta diversidad de insectos y otros invertebrados en regiones tropicales, donde no es claro cómo podrían proceder los modelos alopátricos. Incluso la micro-alopatría (separación geográfica a pequeña escala) no excluye que otros procesos, como la deriva adaptativa (HOWARTH, 1986) o la especialización ecológica (al habitat cavernícola y a sus condiciones tróficas), actúen comandando el aislamiento genético y la especialización troglobia con igual o mayor importancia que la que puede ser atribuida a las fluctuaciones paleoclimáticas bajo clima tropical.

El examen de los datos venezolanos nos inclina a creer que, aunque han existido fluctuaciones paleoclimáticas durante todo el Cuaternario (SCHUBERT, 1988), éstas han sido en general moderadas en las zonas tropicales bajas y húmedas del norte de América del Sur (donde se sitúan la mayoría de las cuevas venezolanas). Modos de evolución simpátricos o parapátricos pueden haber ocurrido junto a otros alopátricos. Particularmente, las fluctuaciones asociadas al glaciario

Cuaternario (alternancia de fases secas y húmedas, glaciares e interglaciares) son complejas en sus detalles y a menudo están insuficientemente datadas. SCHUBERT (1988) muestra p.ej. que durante el último máximo glacial (18.000 a 13.000 años AP), mientras en los Llanos de Venezuela y Colombia hay localidades que sufrieron períodos de aridez extrema (bien datados), simultáneamente hubo climas más húmedos en la cuenca de Maracaibo, norte de Falcón y las islas de Aruba y Curaçao (con datos más escasos). En general, este autor postula, para el norte de Suramérica, cambios paleoclimáticos durante el último máximo glacial con un decrecimiento medio de 2-3°C en niveles bajos y 6°C en niveles altos, y con una reducción de la lluvia que pudo alcanzar entre 730 y 1825 mm/a menos que la actual. A lo largo del Cuaternario han ocurrido más de 17 ciclos glaciares-interglaciares, subdivididos además en estadios-interestadios menores (EVANS, 1971). En realidad las glaciaciones se correlacionan muy bien con las curvas de radiación solar de Milankovich.

Estos cambios paleoclimáticos, además de entrañar cambios en la vegetación y el régimen hidrológico, debieron también producir cambios en el aporte de nutrientes al medio hipógeo, generando fases oligotróficas mucho más acentuadas (tróficamente más adversas) que las existentes en la actualidad. Bajo condiciones más fluctuantes y oligotróficas en las cuevas, las presiones de selección serían más fuertes, y pueden haber propiciado la deriva adaptativa de poblaciones troglófilas iniciando la especialización troglobia. El aislamiento genético de las poblaciones cavernícolas, con respecto a sus ancestros filéticos, pudo darse tanto en alopatria como en simpatria. El avance de la karstificación en un macizo puede también producir eventos rápidos de aislamiento, tanto para la fauna acuática (captura de ríos, hundimiento del drenaje) como para la terrestre (derrumbe o colapso de grandes galerías, colmatación local por espeleotemas o sedimentos), y ello pudo propiciar el aislamiento de poblaciones hipógeas marginales que desarrollaron una especialización creciente desembocando en la evolución troglobia.

En un trabajo general anterior GALÁN (1991) indica que la mayoría de los karsts en rocas carbonáticas son policíclicos y que es suficiente un lapso de tiempo del orden de 20.000 años para producir una fase de karstificación y la puesta en funcionamiento de un sistema de drenaje subterráneo, lo que resulta un proceso muy rápido a escala de los tiempos geológicos. Por otro lado, la existencia de troglobios altamente modificados en jóvenes cuevas de lava en Hawái, Canarias o Galápagos, han demostrado que el proceso de troglobización puede también ser muy rápido y que no son necesarios largos períodos de tiempo para completar la evolución cavernícola ni para adquirir una apariencia muy modificada (GALÁN, 1993). El habitat hipógeo ha recibido numerosas oleadas de organismos, en distintas épocas, y la velocidad de ambos procesos permite explicar tanto la presencia de formas relictas de variable antigüedad, que han persistido en el karst, como la de troglobios no-relictuales y formas troglófilas que están actualmente colonizando activamente las cuevas. Las biocenosis actuales en las cuevas venezolanas son la resultante histórica de un complejo proceso en el que han influido infinidad de factores, abióticos y ecológicos, y en el cual se

han sucedido distintas configuraciones faunísticas, hasta llegar a la actual situación.

La relación entre troglomorfismos y escasez de alimento tampoco es algo que se cumpla en todos los casos. Aparentemente los troglobios más modificados predominan en ambientes oligotróficos, pero pueden también presentarse en ambientes mesotróficos y eutróficos, y no sólo en la zona profunda de las cuevas. Puede especularse que los troglomorfismos y la apariencia modificada fueron adquiridos en fases anteriores, con la karstificación menos desarrollada y bajo ambientes oligotróficos, y que luego, al avanzar la karstificación y dejar grandes galerías excavadas y grandes volúmenes subterráneos, éstos han sido habitados por guácharos y quirópteros, creando la actual fase eutrófica en la que encontramos ahora a los troglobios aprovechando una mayor disponibilidad de alimentos. Pero puede que no haya ocurrido de este modo y que los troglomorfismos representen una adaptación al habitat hipógeo sin relación con las condiciones tróficas, sino con otros factores. Podría así pensarse que la depigmentación y anoftalmia son producto de modificaciones tegumentarias simplemente asociadas a la elevada humedad relativa y falta de luz (para invertebrados terrestres); que el incremento en la dotación sensorial no-óptica y la morfología estilizada, al facilitar el comportamiento exploratorio y la comunicación inter-específica, estarían asociados a las condiciones de oscuridad absoluta; que la reducción del metabolismo es una adaptación a la atmósfera subterránea o a la vida en aguas con menor contenido de oxígeno disuelto; que la vida más pausada, con más largo desarrollo embrionario y menos descendientes, es el resultado de la ausencia de depredadores en unos casos o el producto de una alta estabilidad ambiental en otros. En suma, pueden ser muy numerosos los factores involucrados, y no únicamente ventajas o desventajas de tipo trófico.

Por último, cabe comentar que algunos de los troglobios citados en esta sinopsis pertenecen a grupos zoológicos cuya existencia era desconocida en América del Sur, hasta el momento de su hallazgo. Y que en muchos casos, estos interesantes hallazgos se han producido en los últimos años, a la vez que la mayoría de los taxa citados son sólo conocidos de una o unas pocas cavidades. Todo ello sugiere que estamos en una fase preliminar de exploración y conocimiento de la riqueza biospeleológica que encierran los karsts tropicales de Venezuela. Es de esperar que se sigan produciendo descubrimientos, y que se modifique y amplie el cuadro actual. En el conocimiento futuro, a adquirir en los próximos años, puede estar la clave o la explicación de algunos hechos sobre los cuales, por el momento, sólo podemos aventurar algunas tímidas y poco fundamentadas hipótesis.

La categorización ecológica de troglobios, troglófilos y troglóxenos, creemos que sigue siendo de utilidad, tal vez con la salvedad de que -particularmente en el medio tropical- requiere una adecuada comparación con formas epígeas relacionadas del mismo grupo zoológico. La definición de troglobio (o stygobio, para las formas acuáticas) puede ser expresada como: especies que viven exclusivamente en cuevas (completando su ciclo vital en ellas) y que poseen adaptaciones al habitat hipógeo (troglomorfismos) en un grado que ha ido

más allá del alcanzado por otros miembros no-troglobios de su taxocenosis.

Todos los taxa citados en esta sinopsis cumplen la definición anterior. Tal vez la única duda surga en el caso del blattario *Paranocticola venezuelana*. Aunque posee algunos caracteres troglomorfos es una forma oculada (con ojos aparentemente funcionales), de hábitos detritívoros-guanófagos, y asociada a los depósitos de guano de quirópteros. Aunque no ha sido encontrada en habitats epígeos, ecológicamente parece estar más asociada a los depósitos de guano que a la caverna en sí, por lo que también podría ser considerada una forma guanobia (o troglófila-guanobia). En este caso más que una adaptación a las cavernas, sus caracteres modificados son una adaptación a la vida en el guano, independientemente de dónde éste sea depositado (el que sólo sea conocida de una cueva puede ser un hecho circunstancial). Ante la duda hemos creído preferible incluirla en la sinopsis, ya que además ilustra un caso de parentesco con la espeleofauna cubana, de interés paleogeográfico.

En el presente trabajo hemos utilizado las denominaciones específicas de *O. acuitlapanensis*, *T. guianensis* y *S. marmoratus*, aclarando que se trata de poblaciones hipógeas que constituyen especies distintas a las formas-tipo descritas, pero para las cuales hasta el momento no ha sido propuesta una denominación mejor. Creemos preferible referirlas de este modo (en vez de *Onychiurus* sp., *Trichomycterus* sp. y *Symbranchus* sp.) ya que sino podría pensarse que se trata de material colectado pero aún no estudiado. En el caso de *O. acuitlapanensis* fue mencionado que puede ser una forma troglobia muy parecida a la forma-tipo o bien un troglófilo, mientras que en los peces *T. guianensis* y *S. marmoratus* las formas troglobias pertenecen a géneros que requieren revisión y una adecuada descripción de las formas epígeas y hipógeas.

## CONCLUSIONES

Se puede concluir que la fauna troglobia que habita en las cuevas de Venezuela constituye un conjunto diverso y muestra una gran heterogeneidad en la distribución de los distintos taxa. Los modelos de colonización y evolución subterránea varían considerablemente de un grupo zoológico de organismos a otro, existiendo toda una gama de situaciones particulares y características locales, que no admiten generalizaciones amplias.

La mayoría de los taxa troglobios son conocidos de una o muy pocas localidades, constituyendo buenos ejemplos de fenómenos de evolución subterránea y formación de endemismos, los cuales han acompañado al desarrollo de la karstificación y evolución geomorfológica local.

Las biocenosis cavernícolas actuales constituyen resultados históricos de sucesivas configuraciones faunísticas en cada zona, y junto a ejemplos de formas troglobias relictas encontramos otros no-relictuales, incluyendo el caso de procesos de colonización que son activos en la actualidad.

Muchos ejemplos resultan de alto interés porque permiten rastrear relaciones de parentesco y características paleogeográficas, constituyendo indicadores de gran valor biogeográfico.

## AGRADECIMIENTOS

A Francisco Herrera, Angel Viloría, Franco Urbani (Sociedad Venezolana de Espeleología), y Eleonora Trajano (Instituto de Biociências, Universidade de Sao Paulo, Brasil), por la revisión crítica de los aspectos biológicos y geológicos del manuscrito y sus útiles sugerencias. A los integrantes del Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (Minas Gerais, Brasil), y particularmente a Lilia Senna Horta, por ampliar nuestra visión sobre las cavernas y fauna de la región Neotropical. A Marcia Melhem, por su continuado apoyo y ayuda en el procesamiento de textos.

## BIBLIOGRAFIA

- ANDRIANI L. 1990. Estudio comparativo de dos poblaciones, una hipógea y otra epígea, de *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Trichomycteridae) (incluye un análisis de sus dietas). *Bol. Soc. Venez. Espel.*, (24): 7-14.
- BARNARD J. & G. KARAMAN. 1982. Classificatory revisions in Gammaroidean Amphipoda (Crustacea). Part 2. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95: 167-187.
- BONFILS J. 1987. Les Blattes (Dictyoptera: Blattaria) de Venezuela. *En: Decú et al. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. p. 157-164.
- BORDON C. 1959. Breves notas sobre la fauna entomológica de la Cueva del Guácharo. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 21(95): 62-76.
- BOTOSANEANU L. 1983. First record of an antuhurid isopod, *Cyathura univam* sp.n., an the South America continent. *Bijdr. Dierk.*, 53(2): 247-254.
- & A. VILORIA. 1993. *Zulialana coalescens* gen. et spec. nov., a stygobitic cirolanid (Isopoda, Cirolanidae) from a cave in north-western Venezuela. *Bull. Inst. Roy. Scienc. Nat. Belgique, Biologie*, 63: 159-173.
- BOUSFIELD E. 1977. A new look at the systematics of Gammaroidean Amphipoda of the world. *Crustaceana*, Suppl. 4: 282-316.
- 1983. An updated phyletic classification and paleohistory of the Amphipoda. *Crustaceana Phylogeny*, Rotterdam (Balkema), 257-277.
- BRIAN A. 1957. Descrizione di *Neosanfilippia venezuelana* n.gen., n.sp. di isopodo terrestre troglobio. *Ann. Mus. Civico Storia Genova*, 69: 352-360.
- CHAPMAN P. 1980. The invertebrate fauna of caves of the Serranía de San Luis, Edo.Falcón, Venezuela. *Trans. British Cave Research Assoc.*, 7(4): 179-199.
- DECÚ V.; C. BORDÓN & O. LINARES. 1987. Sinopsis de los invertebrados citados de las cuevas de Venezuela. *En: Decú et al., Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. p. 47-50.
- EVANS P. 1971. Towards a Pleistocene time-scale. In: *The Phanerozoic time-scale. Spec. Publ. Geol. Serv.*, London, 5: 121-356.
- GALÁN A. 1983. Crustacea Amphipoda troglobios de Sudamérica. *Primer Congreso de la FEALC*, Cuba. Ponencias. Inédito, 6 p.
- 1984. A systematic study on Amphipoda (Crustacea) of the Caribbean coast of Venezuela. *Tesis doctoral, Dept. Pure and Applied Biology, Imperial College, London Univ. & British Museum (Natural History)*, London. 422 pp.
- GALÁN C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus*) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 10(19): 129-131.
- 1991. El karst de la Fila de las Cueva (zona kárstica de Mata de Mango), Estado Monagas, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 25: 1-12.

- 1991. Disolución y génesis del karst en rocas carbonáticas y rocas silíceas: un estudio comparado. *Munibe* (Cienc.Nat.), S.C.Aranzadi, 43: 43-72.
- 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe* (Cienc.Nat.), S.C.Aranzadi, 45: 3-163.
- & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas venezolanas. En: DECÚ *et al.*, *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. p. 15-22.
- & A. VILORIA. 1992. Resultados de la expedición SVE-SCA a la región de Río de Oro - Río Aricuaisá (Sierra de Perijá, Venezuela). *Karaitza* (Unión Espel. Vascos), 2: 7-18.
- GALÁN, C.; A. VILORIA & F. HERRERA. 1992. Rasgos ecológicos y climáticos de Mesa Turik, Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 26: 2-6.
- GNASPINI P. & E. TRAJANO. 1994. Brazilian caves invertebrates, with a checklist of troglomorphic taxa. *Revista. bras. Ent.*, 38 (3/4): 549-584.
- HOLSINGER J. & G. LONGLEY. 1980. The subterranean Amphipod Crustacean Fauna of the artesian well in Texas. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 308: 62 pp.
- HOWARTH F. 1986. The tropical cave environment and the evolution of troglóbites. *9<sup>no</sup> Congr. Internat. Espeleol., Comunicaciones*, Barcelona, p. 153-155.
- KANAAR P. 1993. Les coléoptères Histeridae récoltés sur Mesa Turik, Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, (27): 26-28.
- KARAMAN S. 1932. Beitrag zur Kenntnis der Süsswasser-Amphipoden (Amphipoden unterirdischer Gewässer). *Priorodoslovne Razprave*, Ljubljana, 1: 179-232.
- LINARES O. & C. BORDÓN. 1987. Historia de la biospeleología en Venezuela. En: DECÚ *et al.*, *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. 1: 23-27.
- MATEU J. 1978. *Speleodesmoides raveloi*, nuevo género y especie de carábido troglóbico en una cueva de Venezuela (Coleoptera: Carabidae). *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 9(17): 21-28.
- MUÑOZ CUEVAS A. 1975. *Phalangozea bordoni*, nuevo género y especie de opiliones cavernícolas de Venezuela, de la familia Phalangodidae (Arachnida: Opilionida). *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 6: 87-94.
- NALBANT T. & O. LINARES. 1987. A study of a subterranean population of *Thrichomycterus guianense* (Eigenmann, 1909) from Venezuela (Pisces, Siluriformes, Trichomycteridae). En: DECÚ *et al.*, *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. p. 211-217.
- PACE R. 1986. *Neotropospeonella decui*, nuovo genere e nuova specie di Bathysciinae della Cueva del Guácharo (Venezuela) (Coleoptera, Catopidae). En: DECÚ *et al.*, *Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. 1: 195-199.
- PALACIOS VARGAS J. & L. DEHARVENG. 1982. *Onychiurus acuitlapanensis* n.sp. (Collembola: Onychiuridae) cavernícola de México. *Nouv. Rev. Entom.*, 12(1): 3-7.
- PECK S.; J. KUKALOVA-PECK & C. BORDÓN. 1989. Beetles (Coleoptera) of an oil-bird cave: Cueva del Guácharo, Venezuela. *The Coleopterist Bulletin*, 43(2): 151-156.
- PEREIRA V. 1989. Uma nova espécie de anfípode cavernícola do Brasil, *Hyaella caeca* sp.n. (Amphipoda, Hyaellidae). *Revista. bras. Zool.*, 6(1): 49-55.
- PÉREZ A. & A. VILORIA. 1994. *Ancistrus galani* n.sp. (Siluriformes: Loricariidae), with comments on biospeological explorations in western Venezuela. *Mémoires de Biospéologie*, 21: 103-107.
- PINTA-DA-ROCHA. 1995. Sinopse da fauna cavernícola do Brasil (1907-1994). *Papéis Avulsos de Zoologia*, Mus. Zool. Univ. Sao Paulo, 39(6): 61-173.
- RAMBLA M. 1978. Opiliones cavernícolas de Venezuela (Arachnida, Opiliones, Laniatores). *Speleon*, 24: 5-22.
- RAVELO O. 1975. *Speleophrynus tronchonii*, nuevo género y especie de Amblipigios de la familia Charontidae, en una cueva de Venezuela (Arachnida: Amblypygi). *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 6(12): 77-85.
- 1977. *Speleophrynus bordoni*, nueva especie de Amblipigios de la familia Charontidae, en una cueva de Venezuela (Arachnida: Amblypygi). *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 8(15): 17-25.
- REIS R. 1987. *Ancistrus cryptophthalmus* sp.n., a blind mailed catfish from the Tocantins River Basin (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Rev. Fr. Aquariol.*, 14(3): 81-84.
- RODRIGUEZ G. & C. BOSQUE. 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n.sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni* Rodríguez 1980 (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae), from a cave in the Cordillera de Perijá, Venezuela. *Mémoires de Biospéologie*, 17: 127-134.
- & F. HERRERA. 1994. A new troglophilic crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the stygobiont crab *Chaceus caecus* Rodríguez and Bosque, 1990 (Decapoda, Brachyura: Pseudothelphusidae). *Mémoires de Biospéologie*, 21: 121-128.
- ROSSEN R. & PH. GREENWOOD. 1976. A fourth neotropical species of Synbranchid eel and the phylogeny and systematics of Synbranchiform fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 157(1): 1-70.
- RUFFO S. 1957. Una nuova specie troglóbica di Hyaella del Venezuela (Amphipoda, Talitridae). *Ann. Mus. Civico Storia Nat. G. Doria*, Genova, 69: 363-369.
- 1982. The Amphipoda of the Mediterranean. Part I, Gammaroidea. *Mémoires de l'Institut Oceanographique*, Mónaco, 13: 364 pp.
- SANFILIPPO N. 1958. Descrizione di *Trogloguignotus concii* n.gen. n.sp. di Dytsiscidae freatobio. (Viaggio in Venezuela di Nino Sanfilippo, V). *Ann. Mus. Civico Storia Nat. G. Doria*, Genova, 70: 159-164.
- SCHUBERT C. 1988. Climatic changes during the Last Glacial Maximum in northern South America and the Caribbean: A review. *Interciencia*, 13(3): 128-137.
- SILVA-BRUM I. 1975. *Spelaeogammarus bahiensis* g.n. sp.n. de Anfípodo cavernícola do Brasil. *Atlas da Sociedade de Biologia de Rio de Janeiro*, 17: 125-128.
- SILVA TABOADA G. 1988. *Sinopsis de la espeleofauna cubana*. De. Científico-Técnica, La Habana. 144 pp.
- STEPHENSON K. 1933. Fresh and brackish water Amphipoda from Bonaire, Curacao and Aruba. *Zoologische Jahrbucher, Systematik*, 64: 415-436.
- STOCK J. 1977. The taxonomy and zoogeography of the hadziid Amphipoda, with emphasis on the West Indian taxa. *Studies on the fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, 55: 1-130.
- & L. BOTOSANEANU. 1983. Première découverte d'Amphipodes Gammaridae du groupement des Hadziides dans des eaux souterraines de l'Amérique du Sud. *Bijdr. Dierk.*, 53(1): 158-164.
- TRAJANO E. & P. GNASPINI-NETTO. 1993. Biological survey of Los Laureles and El Samán caves, Sierra de Perijá, Zulia, Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 27: 29-32.
- VANDEL A. 1968. Isopodes terrestres. En: N. & J. LELEUP. *Mission zoologique Belge aux îles Galapagos et en Ecuador*, 1964-1965. 1: 35-168.
- VAN LIESHOUT S. 1983. Presence of a member of the genus *Saliweckelia* (Amphipoda) on Tortuga, Venezuela. *Bijdr. Dierk.*, 53: 244-246.
- VILORIA A. 1993. Presencia de *Sarmientoia phaelis* (Hewitson, 1867) (Lepidoptera: Hesperidae) en dos cuevas del occidente de Venezuela. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 27: 24-25.
- , F. HERRERA & C. GALÁN. 1992. Resultados preliminares del estudio del material biológico colectado en Mesa Turik y cuenca del río Socuy. *Bol. Soc. Venez. Espel.*, 26: 7-9.

# INDICE

---

## ESPELEOLOGIA FISICA

*Composición fisicoquímica de las aguas kársticas de la zona de Birongo-Capaya, estado Miranda.*

Franco URBANI ..... 1

*Las cavernas de los cerros calizos de Maniabón, Cuba.*

Juan GUARCH RODRÍGUEZ & Lourdes PÉREZ IGLESIAS ..... 7

*Some examples of karst development in Cuba.*

M. A. ITURRALDE-VINENT & M. R. GUTIÉRREZ DOMECH ..... 13

*Primeras mediciones de la concentración de radón en cuevas venezolanas.*

L. SAJO-BOHUS, E. D. GREAVES, J. Palfalvi, G. MERLO & F. URBANI ..... 17

## BIOESPELEOLOGIA

*Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución.*

Carlos GALÁN ..... 20

*Las comunidades de artrópodos del guano de guácharos en la cueva del Guácharo, Venezuela.*

Francisco HERRERA ..... 39

## HISTORIA ESPELEOLOGICA

*Vida y obra de los iniciadores de la espeleología en Venezuela. Parte 6.*

*F. L'Herminier (1802-1866), D. L. Beauderthuy (1807-1871), E. S. Vráz (1860-1932).*

Franco URBANI ..... 47

*Recherches spéléologiques françaises aux Antilles*

Alain GILBERT ..... 58

## CATASTRO ESPELEOLOGICO NACIONAL ..... 62

An. 7. Cueva La Tristeza	Zu. 66. Cueva de Orro
Bo. 54. Sima Aonda Superior	Zu. 67. Cueva Las Piscinas
Bo. 55. Sima Aonda Superior Sur	Zu. 68. Abrigo La Cristalina
Fa. 106. Cueva del Farallón de Pozo Azul 1	Zu. 69. Surgencia Los Cantos
Fa. 84. Cueva de la Meseta	Zu. 70. Sumidero Los Cantos
Gu. 26. Sima del Morro del Faro	Zu. 71. Surgencia de la Batea
Mi. 66. Cueva Las Golondrinas	Zu. 72. Cueva del cañón de Sorotamia
Mi. 67. Cueva de Mauricio	Zu. 73. Cueva Los Tormentos
Zu. 65. Cueva Santa Elena	Zu. 74. Cueva Sorotamia 2

## NOTICIERO ESPELEOLOGICO ..... 76

Seminario de rescate en cuevas, Puerto Rico 1995.

Reunión Ibero-americana de Espeleología y seminario de rescate en Cuba 1995.

IIIas. Jornadas Venezolanas de Espeleología 1995.

Expedición espeleológica cubano-venezolana.

Espeleo-buceo.

Hallazgo arqueológico en Falcón.