

BIOMASA DE MACROFAUNA CAVERNÍCOLA EN LA CUEVA DE LOS LAURELES (SIERRA DE PERIJÁ, VENEZUELA).

BIOMASS OF CAVE-DWELLING MACROFAUNA IN LOS LAURELES CAVE (PERIJÁ SIERRA, VENEZUELA).

Carlos Galán^{1,2,3}, Francisco F. Herrera^{1,2} & Ascanio Rincón^{1,2}

¹ Sociedad Venezolana de Espeleología. Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela.

² Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

³ Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga s/n. 20.014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

Diciembre 2008.



RESUMEN

Se presentan datos de biomasa de macrofauna cavernícola de una cueva mesotrófica en la Sierra de Perijá. Los datos forman parte de un estudio comparado más extenso sobre ecología y biodiversidad de la fauna cavernícola de Venezuela. El trabajo ha conducido a definir una metodología para estudios cuantitativos de fauna de cuevas, la cual podrá ser aplicada para el estudio de otras cuevas en distintas litologías y regiones del país.

La biomasa global de Los Laureles es de 758 kg (42 kg por cada 100 m de galerías) ó 28,52 g/m². La biomasa de Los Laureles equivale en términos energéticos a 3,88 x 10⁶ joules, considerando su valor medio en peso seco. Estos datos se encuentran entre los más altos valores de biomasa obtenidos para fauna de cuevas a nivel mundial. El 82% de la biomasa es atribuida a poblaciones de vertebrados, particularmente peces troglófilos. El 18% restante corresponde a invertebrados, jugando un papel dominante los Orthoptera, Crustacea Decapoda y Amblypygi; en menor proporción se encuentran otros grupos, como Coleoptera, Blattaria, Opiliones y Araneae. El número total de especies de macrofauna en la cueva es provisionalmente de 58 taxa, 12 de ellos troglobios.

Palabras clave: Bioespeleología, fauna cavernícola, ecología subterránea, biomasa, biodiversidad.

ABSTRACT

We present biomass data about cave-dwelling macrofauna of a mesotrophic cave in Perijá Sierra. The data are part of a comparative research on ecology and biodiversity of Venezuelan cave fauna. This work has led to define a methodology for cave-dwelling fauna quantitative surveys, which may be applied in studies of other caves in different lithology and regions of the country.

The global biomass of Los Laureles Cave weighs 758 kg (42 kg by linear 100 m of galleries) or 28,52 g/m². The global biomass of Los Laureles is equivalent in energetic terms to 3,88 x 10⁶ joules. This data embrace the highest biomass values for cave-dwelling fauna around the world. 82% of biomass is due to vertebrates' populations, especially troglodyte fishes. The resting 18% belong to invertebrate, the Orthoptera, Crustacea Decapoda and Amblypygi being dominant; other groups, as Coleoptera, Blattaria, Opiliones and Araneae, are in minor proportions. The total number of macrofauna species in the cave is provisionally of 58 taxa, 12 of them troglobites.

Key words: Biospeleology, cave fauna, subterranean ecology, biomass, biodiversity.



INTRODUCCION Y OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Como parte de un estudio sobre ecología y biodiversidad de la fauna cavernícola de Venezuela, se realizó una campaña de prospección bioespeleológica en la cueva de Los Laureles (cuenca del río Socuy, Sierra de Perijá) en abril de 2008. Resultados preliminares sobre biodiversidad y representación taxonómica de los organismos colectados mediante muestreos directos han sido presentados en una nota previa (GALAN et al., 2008). Estos comprenden 58 taxa de invertebrados y vertebrados cavernícolas (considerando sólo macrofauna) e incluye una alta representación de troglobios, con 12 especies distintas.

En dicho trabajo también fueron descritos los principales rasgos ecológicos de la cavidad y la historia natural de los organismos que la habitan, por lo que dichos datos no serán repetidos aquí.

El aspecto central de esta nota es aportar información ecológica descriptiva sobre la importancia numérica de las poblaciones que conforman la comunidad de la cueva y datos cuantitativos sobre su biomasa.

Aunque el trabajo incluye una estima aproximada de la biomasa global que alberga la cueva, los datos cuantitativos se centraron en obtener datos parciales exactos de unidades menores, referidas por área o volumen, de los biotopos muestreados. El objeto es que estas unidades permitan la comparación con unidades semejantes de otras cuevas (en diferentes regiones del país y con diferentes características ecológicas).

Un trabajo de reconocimiento, medición y relevamiento topográfico del área o volumen que ocupan las unidades de muestreo en los diferentes biotopos de la cueva, ha permitido obtener datos generales de valor comparativo, los cuales pueden por tanto servir para contrastar la biomasa y diversidad en diferentes cuevas individuales, tanto en términos absolutos como referidos por ejemplo por área o por kilómetro lineal de galerías subterráneas.



Los datos finales que se espera obtener en sucesivas prospecciones, con similares criterios y sistemas de muestreo, permitirán entonces estudiar la riqueza de los ecosistemas subterráneos de diferentes regiones del país y cuevas individuales, de modo que su estructura y funcionamiento ecológico puedan ser entendidos y descritos con similares herramientas, y puedan ser comparados en términos cuantitativos.

Obviamente, la enumeración taxonómica de los taxa encontrados informará sin ambigüedad sobre las diferencias en biodiversidad. Pero en nuestro caso queremos también cuantificar la misma tanto por su espectro de biodiversidad (importancia relativa de los grupos taxonómicos representados) así como por la abundancia numérica de sus poblaciones. Describir de este modo las comunidades cavernícolas, requiere

por lo tanto un nivel de cuantificación que sea apropiado para resaltar dichos rasgos y, sobretodo, para permitir el estudio comparado.

En trabajos previos hemos hecho referencia a que probablemente muchas cuevas tropicales de Venezuela encierran los más altos valores de biomasa y diversidad de su fauna cavernícola a nivel mundial (ver por ejemplo: GALAN, 1995; GALAN & HERRERA, 2006); sin embargo estaban faltando datos cuantitativos concretos para asentar y respaldar estas afirmaciones. El objetivo de este trabajo es aportar tales datos, y a la vez, obtener una útil herramienta de comparación en estudios de biología subterránea para sumar nuevos datos de diferentes zonas kársticas y regiones del país.



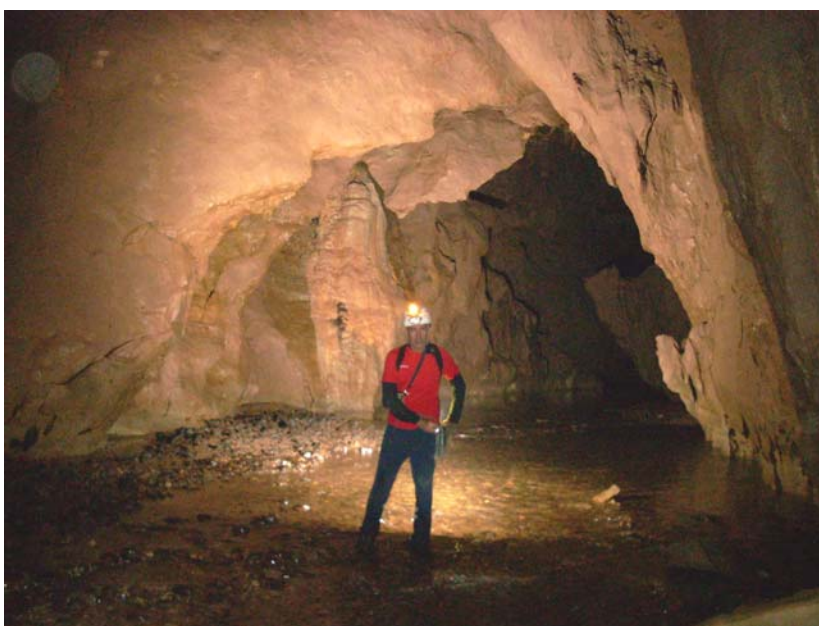
CONSIDERACIONES GENERALES

Un aspecto fundamental en la descripción ecológica de un ecosistema cavernícola consiste en conocer la abundancia de las distintas especies, además de su composición faunística. Esta puede ser expresada en términos absolutos y relativos. La abundancia puede ser referida como el número total de individuos en la población de cada especie que habita en un momento determinado en la cavidad, puede también ser definida en términos de densidad (número de individuos por unidad de espacio), frecuencia (número de presencias con respecto al total de unidades de muestreo realizadas), explicitando su distribución espacial, o en términos de biomasa (de cada una de las poblaciones de las diferentes especies y como suma global de las mismas para el conjunto de la comunidad de la cueva). En animales de pequeño tamaño, como artrópodos cavernícolas, los datos de biomasa resultan más claros y fáciles de entender que los referidos al número de individuos, ya que las especies de pequeña talla aunque puedan ser muy numerosas representan en peso una fracción mucho menor que pocos ejemplares de especies de talla grande.

Los resultados que buscamos obtener plantean responder a las siguientes preguntas: (1) ¿Qué especies habitan en la cueva? (2) ¿Cuál es la abundancia -absoluta y relativa- de las poblaciones de las distintas especies? (3) ¿Cuál es la abundancia global de fauna en la cueva?

La respuesta a la pregunta 1 es la biodiversidad de la cavidad, explicitada en forma de inventario taxonómico de las especies presentes. Un resumen preliminar sobre la fauna cavernícola de la Cueva de Los Laureles ha sido presentado en GALAN et al. (2008). Una respuesta más afinada, ya que las diversas especies están desigualmente representadas, puede darse en términos de abundancia o rareza relativa de cada una de ellas, tal como lo hace el índice de diversidad de Shannon, basado en la proporción del número de individuos de cada especie (abundancia acumulada) con respecto al total de especies (SHANNON, 1948). La respuesta a las preguntas 2 y 3 son el objeto central de esta nota. La abundancia puede ser expresada cuantitativamente en términos de número de individuos por unidad de área, para cada especie, o en términos de biomasa o peso de los mismos. La biomasa es una estima cuantitativa de la masa total de organismos de una población o alguna otra unidad especificada, para un área dada o un tiempo dado, la cual puede ser medida como volumen, masa (viva, muerta, peso seco, cenizas-libres), energía (calorías, joules), o stock de una población (LINCOLN et al., 1982).

Para el cálculo de biomasa en este trabajo partimos del número de individuos por unidad de área o volumen muestreados. El peso medio es obtenido mediante el pesaje en balanza de precisión de varias muestras de ejemplares colectados. Dado que 1 g de carbono equivale a 2,3 g de materia orgánica seca y 1 g de ésta viene a representar 5 g de material en su estado natural hidratado (MARGALEF, 1972), utilizamos un factor de conversión de 1/5 para transformar los datos de peso fresco a valores medios de peso seco. Los datos son así traducidos de modo simple a unidades de biomasa, para las poblaciones respectivas de las distintas especies. Los valores obtenidos son multiplicados por las áreas cubiertas, reconocidas en campo y mediante mediciones sobre la cartografía detallada de la cavidad. Estos datos, que responden a la pregunta 2, implican pocas asunciones y, referidos por área, tienen un valor comparativo muy exacto. Los datos que responden a la pregunta 3 han sido extrapolados a partir de los de tipo 2, pero contienen mayor número de asunciones y encierran un amplio margen de error,



básicamente debido a la imprecisión de los métodos de muestreo y a la heterogeneidad de los ambientes subterráneos muestreados. En todo caso, en cada apartado son hechas aclaraciones sobre la metodología de muestreo utilizada, las imprecisiones que encierran y su alcance, y el margen de error de los tratamientos y cálculos.

Tal vez la mayor imprecisión de los datos de tipo 3 reside en que los métodos de muestreo directo sólo están en contacto con una parte de los efectivos poblacionales visibles en la cueva en un momento dado, y por lo tanto resulta muy difícil estimar el tamaño total de las poblaciones. A diferencia de los grandes vertebrados, que pueden ser observados y censados en el espacio

de una cueva con cierta facilidad, las poblaciones de artrópodos cavernícolas residen en gran parte en mesocavernas y ambientes crípticos muy heterogéneos, por lo cual sólo una parte de sus efectivos es observable en un momento dado en las galerías o macrocavernas que prospeccionan los bioespeleólogos. Los efectivos poblacionales de una especie en una cueva o sistema kárstico pueden además fluctuar estacionalmente en la cueva. Esta fluctuación es debida esencialmente a un turn-over de individuos entre la cueva y la red de mesocavernas y cavidades inaccesibles al hombre (DELAY, 1975; RACOVITZA, 1971). Por ello, los métodos de marcaje-recaptura usados para evaluar poblaciones de artrópodos cavernícolas se han mostrado sólo de valor local y pueden dar una imagen de pobreza irreal, que no corresponde a la totalidad de los efectivos de una especie. Estudios efectuados sobre cavernícolas de zonas templadas (por ejemplo, en los Pirineos y Cárpatos, en Europa) confirman que los efectivos que es posible estudiar en las grutas no representan más que un 5 á 10% del total y sólo corresponden a las poblaciones que están en relación con las grutas en los momentos de marcaje (JUBERTHIE & DECU, 1994). Por todo ello resulta difícil e impreciso inferir el tamaño total de las poblaciones y por consiguiente su biomasa. No obstante, si las extrapolaciones son explicitadas (basándose en lo conocido sobre la biología de los organismos) y son efectuadas con similares criterios para la fauna de distintas cuevas, su valor comparado es alto y perfectamente fiable. Nuestros datos globales de biomasa para el conjunto de la cavidad son de este tipo y también serán expresados por kilómetro lineal de galerías, a fin de permitir comparaciones con cavidades de diferentes dimensiones en distintas regiones del país.

MATERIAL Y METODOS

El muestreo directo en la cavidad consistió en la prospección detallada de todos los ambientes subterráneos accesibles a la observación y colecta de especímenes. Ejemplares de invertebrados macroscópicos fueron colectados mediante pincel y pinzas de varios tipos y tamaños. También se utilizó una honda y malla de mano para la captura de quirópteros y malla de entomología para la captura de pequeños artrópodos en praderas de semillas germinadas y de peces en las aguas del río subterráneo. Se utilizó alcohol etílico de 75° como conservante.

En los diferentes biotopos de la cueva se seleccionaron áreas de observación y conteo por cuadrículas del número de individuos de las distintas especies y grupos taxonómicos. Para ejemplares de pequeña talla se utilizaron cuadrículas de 1 m²; para los de talla media o más grandes cuadrículas de 4 m². Los conteos fueron replicados 4 veces en cada lugar o estrato seleccionado; los lugares seleccionados por biotopo ascienden en la mayoría de las ocasiones a 12-20 sitios para el conjunto de la cueva. Las observaciones y conteos fueron realizados de modo independiente por cuatro biólogos a lo largo de varios días de trabajo y anotados in situ en la cueva. En al menos varios puntos fueron contrastadas las observaciones entre los integrantes del equipo.



Puede decirse, de modo práctico, que las observaciones realizadas corresponden a la revisión semidetallada que es posible efectuar en campo, a lo largo de varias jornadas de trabajo, pero sin precisión extrema, ya que el tiempo total dedicado a la campaña de prospección fue de pocos días y la zona de la cueva prospectada comprende 1,8 km de desarrollo de salas y galerías (hasta el primer sifón). Los datos obtenidos han sido discutidos y ponderados por el equipo de trabajo, y sobre ellos fueron obtenidos valores medios. Los datos sobre vertebrados corresponden a conteos repetidos de individuos en los lugares donde se encontraron las especies y se aproximan con bastante exactitud a censos detallados, de los cuales se ofrecen igualmente los valores medios obtenidos. Se omiten detalles que harían excesivamente largo el texto y se tratará de presentar los resultados en forma de tablas de datos de fácil comprensión. No obstante, serán expuestos los principales problemas de procedimiento e interpretación encontrados a lo largo del trabajo.

Adicionalmente, pero sin formar parte de este estudio, varios biotopos característicos fueron objeto de muestreo volumétrico (con extractores tipo O'Connor y separación con el método de Berlesse o tamizados en laboratorio). Estos incluyen muestras de agua, sedimentos, interfases y guano de guácharos, cuya fauna (en general de tamaño milimétrico o menor) no es abordada en esta nota y será presentada en un trabajo separado (actualmente en curso de realización). También se colocaron a modo de prueba cebos atrayentes (compuestos de queso aromático, cereales y frutas), lo que permite tener una visión más precisa de las diferencias que se encuentran con y sin el empleo de métodos de atracción de fauna.

Las muestras del material colectado fueron separadas e identificadas de modo preliminar en laboratorio con microscopio binocular estereoscópico (Wild Heerbrugg, Switzerland). Fueron obtenidos datos cuantitativos del número de ejemplares por área, extensión de los distintos sustratos y biotopos de captura, y estimaciones de densidad de invertebrados y censo de grandes especies de vertebrados. Datos adicionales de características hidroquímicas y climáticas de la cueva fueron tomados, con diverso instrumental, incluyendo sensores HOBO Pro Temp/RH IS logger (H08-032-IS), de registro continuo, pero no hacen parte de este estudio, por lo que no serán detallados.

PRECISIONES SOBRE LOS METODOS Y PROCEDIMIENTOS UTILIZADOS

Cabe destacar que la mayoría de las especies de fauna cavernícola muestra un modelo de distribución espacial que no es uniforme ni aleatorio, sino que conforma un modelo de distribución en agregados. Las especies se localizan en biotopos determinados, no en toda la cueva, y dentro de ellos su distribución se presenta también en agregados, condicionados estos por factores tales como la presencia de lugares aptos para el descanso y la reproducción, la existencia de concentraciones de materia orgánica que sirve de alimento a detritívoros, o la presencia de concentraciones de estos últimos susceptibles de servir de alimento a especies predatoras. A ello se suma que la mayoría de las especies realiza desplazamientos exploratorios en busca de recursos tróficos o requerimientos ecológicos de otros tipos. En suma, que en un momento determinado, cuando se efectúa la prospección, puede encontrarse cierto número de individuos de las distintas especies distribuidos a lo largo de la cueva de modo muy desigual y, sobre todo, inhomogéneo. Bajo tales condiciones naturales, por demás irregulares, no tiene sentido tratar de aplicar métodos de muestreo con base en probabilidades matemáticas (idóneas para casos de modelos de dispersión uniforme o distribuciones aleatorias) (MARGALEF, 1972). Nosotros buscamos obtener datos reales de biomasa y para ello es necesario obtener información sobre la abundancia de individuos de todas las especies presentes en el sistema. Dado que el espacio habitable es heterogéneo y discontinuo en sus características, ello supone una mayor probabilidad de encontrar más individuos en las zonas de condiciones más idóneas, lo que se traduce en definitiva en la utilización de una metodología de muestreo adecuada para un diseño en agregados o distribuciones contagiosas, que es lo que habitualmente predomina en el estudio de taxocenosis bajo condiciones naturales (HOWARTH, 1983).

En la determinación del tamaño de las unidades de muestreo, se llegó a una solución de compromiso, testada empíricamente en los primeros biotopos de muestreo, la cual supone un equilibrio razonable entre la variabilidad y abundancia de individuos y el coste del esfuerzo. El número de réplicas en cuadrículas anexas también fue seleccionado de modo similar. El análisis de los primeros resultados mostró que las observaciones y conteos se mantuvieron en unos límites aceptables, con valores medios tanto en exactitud como en grado de precisión (YATES, 1963; CALABUIG, 2004). Puede decirse que el método utilizado es un programa de muestreo estratificado (CHAPMAN, 1954), que se adapta (sesgadamente) a las condiciones biológicas y ecológicas de las poblaciones en que se realiza el muestreo y a las condiciones del habitat; ya que se trata de poblaciones con marcadas preferencias de habitat, distribuidas en estratos o áreas menores en los cuales se concentran los efectivos poblacionales. Las réplicas se llevaron a cabo en el mismo estrato u otros contiguos, pero prescindiendo de áreas con ausencia de individuos de la población susceptible de evaluar. La ventaja de este tipo de muestreo estratificado (y repetimos, sesgado) es que permite un incremento de precisión en las estimaciones, al agrupar sus elementos en estratos más homogéneos en sí mismos que la población total. Consecuentemente, hay un ahorro también en el número necesario de réplicas y de unidades de muestreo, puesto que en cada estrato detectado es necesaria una representación menor de muestras para ser fiable. Para el cálculo global o de conjunto, el relevamiento y medición sobre la cartografía de los estratos o áreas muestreadas, permite obtener estimaciones de conjunto muy ajustadas a la realidad, las cuales, además, han sido razonablemente reconocidas e identificadas en campo.

El procedimiento general seguido ha sido separar en campo distintos tipos de biotopos, prospectarlos con observación directa para seleccionar estratos ricos en fauna, cuantificar la extensión de los mismos, y efectuar en ellos los conteos mediante cuadrículas con réplicas. Podríamos decir que más que prospectar la fauna lo que se ha hecho es una prospección de tipos de ambiente o sustrato en los que se encuentran las distintas poblaciones cavernícolas, obteniendo a la vez datos de su extensión relativa.

Los principales tipos de sustrato o ambiente son: (1) Bóvedas, cornisas y zonas altas de salas y galerías. En este sector ha sido posible censar únicamente guácharos y quirópteros. Pero son comunes invertebrados (amblypygios, ortópteros) en la proximidad de los nidos. (2) Superficies de roca de paredes o grandes bloques, en ocasiones con espeleotemas, donde es posible efectuar conteos de artrópodos entre el nivel del suelo y 2 m de altura, pero no por encima de ésta. (3) Suelos, de roca o sedimentos, pero al margen de lo que es la orilla del río. Una galería lateral presentaba suelos con grandes depósitos arcillosos y crecimientos filamentosos de bacterias y algas. (4) Playas y bancos de sedimentos en las orillas del río (con cantos rodados, gravas, arenas y arcillas, en parte con escasos restos dispersos de semillas y materia orgánica). (5) Igual a 4 pero en la vecindad inmediata de guano de guácharos, por lo que presenta también algunos ejemplares de especies de la biocenosis del guano. (6) Restos de grandes troncos y maderas arrastrados por las crecidas y sus inmediaciones. (7) Parte aérea (tallos) de las praderas de semillas germinadas, muestreada con redes de entomología (los rellenos en sí de guano y semillas no son tratados aquí). (8) Aguas subterráneas, generalmente sólo la zona somera (hasta 1 m de profundidad), porque las aguas profundas no resultan observables con la iluminación utilizada. No son considerados aquí los biotopos objeto de muestreo y estudio volumétrico, los cuales comprenden: el guano de guácharos, el intersticial de los sedimentos del río, volúmenes de agua y su microfauna. Precisiones adicionales serán introducidas en los siguientes apartados cuando el tema así lo requiera.

La medición y cartografía de distintas unidades ha ofrecido pocos problemas, principalmente porque es muy clara en esta cavidad la delimitación de los diferentes biotopos y ambientes, a la vez que previamente fue hecho un trabajo cartográfico muy preciso (SVE, 1991, 1999). Otro aspecto a señalar es que, en el caso de especies de morfología similar a simple vista, identificables sólo bajo microscopio binocular, no ha sido posible separar éstas en campo, por lo que en estos casos se presentan los datos para grupos de especies. No obstante, a efectos de obtener información sobre biomasa, esto no resulta problemático, aunque obviamente no podamos discriminar con precisión la biomasa por especie en estos casos. Motivo para recordar que el objeto de esta nota es responder a las preguntas de tipo 2 y 3, y no se pretende cubrir todos los requerimientos de un estudio detallado de la estructura de las taxocenosis de la cueva, ni de su variabilidad espacial y temporal, sino simplemente aproximarnos a estimaciones válidas sobre la biomasa de la macrofauna de la cavidad.

RESULTADOS

BIOMASA DE LOS DIVERSOS GRUPOS TAXONOMICOS

Los resultados sintéticos obtenidos son presentados en primer lugar en la Tabla 1. Los datos de censo y conteos por área, para las distintas especies o grupos de especies, han sido procesados hasta obtener valores medios en número de individuos por m² de sustrato utilizado (Tabla 1, columna 3). Igualmente han sido procesados los datos planimétricos, extrapolando los datos por área al conjunto de sustrato utilizado por la especie en la cueva (columna 4). El n° total de individuos de la especie en la cavidad es obtenido de las dos columnas anteriores o como resultado de censo global (columna 5). Fue obtenido el peso fresco de muestras de ejemplares colectados, preservados en alcohol, mediante pesaje con balanza de precisión en laboratorio, siempre sobre la base de un número representativo de muestras (columna 6). En los casos de ejemplares de una misma especie, con variable grado de tamaño o edad, los datos han sido ponderados hasta obtener valores medios. En el caso de especies no colectadas, como guácharos, los datos medios de peso han sido obtenidos de los publicados en estudios previos sobre la especie (BOSQUE & PARRA, 1992; TANNENBAUM & WREGE, 1978). Los valores de peso medio por individuo (6) han sido multiplicados por las estimaciones calculadas del número total de individuos de la especie en la cavidad (5), obteniendo valores totales de biomasa por especie (o grupos de especies) (7). De estos datos se obtuvieron subtotales de biomasa por grupo taxonómico (8) y un valor global de la biomasa para el conjunto de la cavidad (última fila, celdilla 8).

En la Tabla 1 se incluyen 50 taxa, del total de 58 reportados en el estudio preliminar sobre la biodiversidad de la cueva (GALAN et al., 2008). Los 8 taxones restantes no han sido incluidos por no haber sido observados en la cavidad durante el presente estudio (p.ej. roedores, reptiles) o sólo algún ejemplar o fragmento aislado de él (p.ej. anuros, grandes decápodos). Estas omisiones pueden alterar ligeramente los datos, pero no interfieren en la comprensión de la biomasa global de la fauna cavernícola. Recordamos que estos datos representan un resumen sólo de la macrofauna visible a simple vista (de vertebrados e invertebrados) colectada por métodos directos, no incluyendo microfauna ni fauna objeto de estudio volumétrico (fauna del guano, intersticial). Posteriormente serán comentados los datos para los distintos grupos taxonómicos.

Tabla 1. Biomasa de la Cueva de Los Laureles para los distintos taxa. Las áreas son expresadas en m². El peso medio individual, biomasa parcial de la especie, biomazas subtotal y total, en gramos. La columna 5 representa una estima del nº de individuos de cada taxón. Las cifras decimales largas han sido redondeadas a su valor más próximo.

	1	2	3	4	5	6	7	8
Sigla	Grupo	Taxón	nº/m ²	m ² /total	nº/total	Peso ind gr	Biomasa Parcial	Biomasa Subtotal
1	Chiroptera	<i>Pteronotus parnelli</i>			250	20	5.000	
2	Chiroptera	<i>Lonchorina aurita</i>			5	18	90	
3	Chiroptera	<i>Phyllostomus hastatus</i>			12	60	720	5.810
4	Aves	<i>Steatornis caripensis</i>			200	900	180.000	
5	Aves	Trochilidae			2	15	30	180.030
6	Peces	<i>Ancistrus galani</i>	0,2	7.100	1.420	25	35.500	
7	Peces	<i>Lasiancistrus maracaiboensis</i>	0,34	8.290	2.820	20	56.400	
8	Peces	<i>Hoplias malabaricus</i>	0,04	8.290	332	80	26.560	
9	Peces	<i>Trichomycterus sp.</i>	0,4	8.290	3.320	15	49.800	
10	Peces	<i>Pimelodella chagresi</i>	0,7	8.290	5.800	40	232.000	
11	Peces	Pimelodidae ind.	0,04	7.000	280	120	33.600	433.860
12	Coleoptera	Catopidae	0,8	6.400	5.120	0,005	26	
13	Coleoptera	Dermestidae	1,4	6.400	8.960	0,01	90	
14-15	Coleoptera	Histeridae y Lyctidae (2)	0,4	6.400	2.560	0,015	38	
16	Coleoptera	Staphylinidae sp 1	1,5	9.570	14.350	0,02	285	
17	Coleoptera	Staphylinidae sp 2	1,2	6.400	7.680	0,03	230	
18	Coleoptera	Ind.	0,25	6.400	1.600	0,008	13	682
19-21	Diptera	Drosoph., Myceto., Sphaer. (3)	1,2	18.200	21.840	0,001	21,8	
22	Diptera	Streblidae			625	0,001	0,6	22
23	Hymenoptera	Ichneumonidae	2	6.400	12.800	0,001	12,8	
24	Hymenoptera	Formicidae			2.000	0,002	4	
25	Isoptera	Termitidae			5.000	0,001	5	
26	Neuroptera	Ind.			200	0,005	1	23
27	Orthoptera	Raphidophoridae sp 1	0,5	7.000	3.500	2,5	8.750	
28	Orthoptera	Raphidophoridae sp 2	3,2	18.200	58.240	1,5	87.360	96.110
29	Blattaria	Ind.	0,2	4.000	800	0,8	640	
30	Collembola	Tomoceridae	2	9.570	19.140	0,0015	28	668
31	Chilopoda	Scutigromorpha	0,2	18.200	3.640	0,02	72,8	
32	Diplopoda	Polydesmida	0,1	9.570	957	0,1	9,6	82
33-34	Opiliones	Agoristenidae sp 1 y sp 2 (2)	2	14.000	28.000	0,005	140	
35	Opiliones	Phalangodidae	0,4	14.000	5.600	0,01	56	196
36	Araneae	Theridiosomatidae	0,05	18.200	1.092	0,04	44	
37-38	Araneae	Ctenidae sp 1 y sp 2 (2)	0,22	18.200	4.004	0,03	120	
39-40	Araneae	Oonopidae y Scytodidae (2)	0,11	18.200	2.002	0,005	10	
41	Araneae	Barychelidae	0,07	7.000	500	0,005	2,5	177
42	Amblypygi	<i>Charinus cf. bordoni</i>	0,1	18.200	1.820	4	7.280	7.280
43	Uropygi	Schizomididae			500	0,004	2	2
44	Decapoda	<i>Chaceus caecus</i>	0,12	16.000	1.920	15	28.800	
45	Decapoda	<i>Hypolobocera bouvieri</i>			200	20	4.000	32.800
46	Isopoda	<i>Prosekia sp.</i>	0,8	9.570	7.656	0,004	30,6	
47	Isopoda	<i>Trichorina tomentosa</i>	1	4.000	4.000	0,008	32	62
48-49	Mollusca	Subulimidae sp 1 y sp 2 (2)	2	9.570	19.140	0,005	95,7	96
50	Oligochaeta	Megascolecidae	0,07	7.200	504	0,02	11	11
		TOTAL Biomasa:			260.391			757.912

Sintéticamente puede decirse que la biomasa total asciende a 758 kg. El número total de individuos de las poblaciones cavernícolas es del orden de 260 mil individuos (suma de 260.391 individuos para 50 especies). Enseguida destaca, a la vista de los datos de la tabla, que la representación en peso y numérica de los distintos grupos taxonómicos con respecto al total es muy desigual. Lógicamente las especies pequeñas de invertebrados, de pocos mm de talla, aunque numéricamente puedan ser numerosas, tienen en conjunto un peso relativo pequeño.

Mientras que los vertebrados, menos numerosos, representan en masa la más alta proporción. No obstante, algunos grupos se apartan de la norma. Para ver esto con más detalle, presentamos en la Tabla 2, otra agrupación de los datos, incluyendo porcentajes.

Tabla2. Biomasa de la Cueva de Los Laureles por grupos taxonómicos. Son indicados el número de especies de cada grupo (columna 2), el número de individuos (columna 3) y la biomasa (por grandes grupos) en gramos (columnas 4 y 6).

1	2	3	4	5	6	7
Grupo Taxonómico	nº sp	nº ind	Biomasa Parcial	%	Biomasa Subtotal	%
Chiroptera	3	267	5.810	0,77		
Aves	2	202	180.030	23,75	Vertebrados	
Peces	6	13.972	433.860	57,24	619.700	81,76%
Insectos excepto Orthoptera	17	102.675	1.395			
Orthoptera	2	61.740	96.110	12,68		
Chilopoda y Diplopoda	2	4.597	82			
Aracnida excepto Amblypygi	10	41.698	375			
Amblypygi	1	1.820	7.280	0,96		
Crustacea excepto Decapoda	2	11.656	62			
Decapoda	2	2.120	32.800	4,33	Invertebrados	
Invertebrados no artrópodos	3	19.644	107		138.212	18,24%
TOTAL Biomasa:	50	260.391		99.73%	757.912	100%

Destaca en número de individuos que los grupos mejor representados son los insectos (164 mil individuos), seguidos de otros invertebrados (82 mil), y por último por los vertebrados (14 mil), siendo muy elevado el número de peces, de 6 especies distintas, incluyendo el pez troglóbio *Ancistrus galani*, de la familia Loricariidae.

El 82% de la biomasa es atribuida a poblaciones de vertebrados, particularmente peces troglófilos. El 18% restante corresponde a invertebrados, jugando un papel dominante los Orthoptera y Crustacea Decapoda. En orden decreciente, los grupos con mayor peso son: peces (57,2%), aves (23,8%), Orthoptera (12,7%), crustáceos Decapoda (4,3%), Amblypygi (1%) y quirópteros (0,8%). Estos 6 grupos representan en peso el 99,73% de la comunidad, mientras que el conjunto de los restantes grupos taxonómicos sólo representa el 0,27% del total. Entre estos últimos, en proporciones mucho más bajas, se encuentran Coleoptera, Blattaria, Opiliones, Araneae, Mollusca, Chilopoda e Isopoda. Numéricamente son también abundantes los Diptera (de varias familias), Collembola, e himenópteros Ichneumonidae. En la Tabla 3 se presenta la abundancia de los distintos grupos en orden decreciente, por número de individuos y biomasa.

Tabla 3. Abundancia numérica y biomasa de los principales grupos taxonómicos. Los datos están en orden decreciente, a la izquierda (columnas 1 á 4) en número de individuos y a la derecha (columnas 5 á 8) según biomasa en gramos. Las columnas 4 y 8 presentan los porcentajes acumulados, respectivamente.

1	2	3	4	5	6	7	8
Grupo	Nº ind	%	% Acumulado	Grupo	Biomasa	%	% Acumulado
Orthoptera	61.740	23,710	23,710	Peces	433.860	57,24	57,24
Coleoptera	40.270	15,465	39,175	Aves	180.030	23,75	80,99
Opiliones	33.600	12,904	52,079	Orthoptera	96.110	12,68	93,67
Diptera	22.465	8,627	61,606	Decapoda	32.800	4,33	98,00
Collembola	19.140	7,350	68,956	Amblypygi	7.280	0,96	98,96
Mollusca	19.140	7,350	76,306	Chiroptera	5.810	0,77	99,73
Hymenoptera	14.800	5,684	81,990	Coleoptera	682	0,09	99,82
Peces	13.972	5,366	87,356	Blattaria	640	0,084	99,904
Isopoda	11.656	4,476	91,832	Opiliones	196	0,026	99,930
Araneae	7.598	2,918	94,750	Araneae	177	0,023	99,953
Isoptera	5.000	1,920	96,670	Mollusca	96	0,013	99,966
Chilopoda	3.640	1,398	98,068	Chilopoda	73	0,010	99,976
Decapoda	2.120	0,814	98,882	Isopoda	62	0,008	99,984
Diplopoda	957	0,367	99,249	Diptera	22	0,003	99,987
Blattaria	800	0,307	99,556	Hymenoptera	17	0,002	99,989
Oligochaeta	504	0,194	99,750	Diplopoda	10	0,001	99,990
Restantes grupos		0,25		Restantes grupos		0,01	
TOTALES	260.391		100%		757.912		100%

Para el cálculo de superficies habitadas por las distintas especies en la cavidad se partió de la medición con planímetro de la topografía de la cueva (SVE, 1991, 1999), corregida con datos de campo, para los distintos biotopos. La superficie cubierta por las aguas del río subterráneo es de 8.290 m² (5.850 en la zona profunda y 2.440 en el ambiente intermedio). Las playas, galerías secas y laterales anexos al río, en zona profunda, suman 4.540 m². Las galerías secas en el ambiente superficial e intermedio suman 5.033 m². La superficie total a nivel de los suelos y superficie del agua totaliza 17.860 m². Debe tenerse en cuenta que, dado el desnivel lateral y total de la cavidad (de -23 m para 1.800 m de desarrollo), esta superficie total es algo mayor que la superficie de su proyección en planta.

Adicionalmente, se calculó un desarrollo lineal de paredes (el cual incluye un 20% de sinuosidad), de 4.360 m lineales, discriminándose los tramos en contacto con el río (con y sin orillas). Tomando 2 m de altura prospectada sobre paredes, da una superficie en paredes de 8.720 m². Esta cifra, sumada a los suelos y agua, da una superficie total (para los biotopos muestreados en la cueva) de 26.580 m².

Sobre estas cifras máximas, se calcularon, en distintas combinaciones, las áreas ocupadas por las distintas especies o grupos de especies. Esas áreas totales, como ha sido dicho, pueden subdividirse en estratos de mayor o menor riqueza de fauna. Los datos de los muestreos por cuadrículas, sobre distintos estratos, han sido ponderados hasta obtener valores medios de densidad para el conjunto del sustrato utilizado por las especies, descartando las áreas sin fauna para esos grupos. Obviamente, esos valores medios (presentados en la Tabla 1), de superficie ocupada y densidad de individuos, son promedios. Localmente, la densidad de individuos varía entre estratos, estando muy lejos de ser uniforme. Pero todo ello ha sido tomado en cuenta en los cálculos de valores medios. Con la imprecisión que los datos encierran, creemos que informan ajustadamente bien sobre el tamaño total de las poblaciones presentes en la cueva durante la campaña de muestreo. Y dicha precisión aumenta al considerar la biomasa, ya que el peso relativo de las especies de invertebrados de pequeña talla influye poco en el balance global de biomasa (como puede apreciarse en las Tablas 1 á 3).

La biomasa global de la cavidad dividida por su desarrollo de galerías, da valores de 420 kg / km de desarrollo (42 kg por cada 100 m de galerías).



La biomasa por m² para el área total muestreada en la cavidad (26.580 m²), da un valor medio de 28,52 g/m². Como dato comparativo, en cuevas europeas ricas en fauna, son frecuentes valores de entre 0,05 g/m² á 0,03 g/m² (NOVAK & KUSTOR, 1981), por lo que nuestros datos suponen una magnitud 570 á 950 veces superiores. En pocas cuevas europeas, extraordinariamente ricas, han llegado a reportarse valores globales de 3,9 kg de biomasa para el conjunto de la cavidad, según ejemplos de los mismos autores para cuevas muy ricas de la región de los Balcanes (antigua Yugoslavia). Por consiguiente, la biomasa global de Los Laureles representa una cifra 200 veces superior. Tal vez la única excepción en zona templada la representen cuevas que alberguen grandes concentraciones

reproductoras de quirópteros; según nuestros datos por ejemplo para los Pirineos Vascos, algunas colonias en cueva pueden llegar a tener 150-300 ejemplares de quirópteros, lo que supone unos 2,2-4,5 kg por este concepto (GALAN, 1997). Concentraciones temporales, excepcionales, del orden de 1.000 ejemplares, han sido reportadas por ejemplo para el vespertiliónido *Miniopterus schreibersi*. En todo caso, sólo queremos destacar que comparativamente los valores de biomasa en cuevas tropicales son mayores en varios órdenes de magnitud que los de zonas templadas. Los Laureles es una cueva mesotrófica y en su cercanía hay otras cavidades, que podríamos calificar de eutróficas, con colonias de vertebrados e invertebrados considerablemente mayores.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Probablemente, los datos presentados constituyen una estimación mínima del tamaño de las poblaciones, tal como fue explicitado en el apartado de Consideraciones generales al referirnos al turn-over de organismos entre las grandes galerías de una cueva y la red de mesocavernas y vacíos menores. Con respecto a su población total, seguramente las especies de pequeña talla, o de hábitos crípticos, están algo subvalorados, mientras que las especies más grandes o fáciles de observar se aproximan mucho más fielmente a sus valores reales. No obstante, hay que tener en cuenta que vertebrados relativamente grandes, como los peces de la cueva, son también difíciles de censar cuando se trata de cuerpos de agua tan extensos y profundos como el río subterráneo de Los Laureles, y pueden estar también ampliamente subvalorados. Creemos por tanto

que los datos reflejan, más que el tamaño exacto de las poblaciones, un orden de magnitud de lo que es posible apreciar sobre ellas en las macrogalerías durante una prospección biospeleológica relativamente detallada. Es decir, ofrecen un cuadro muy real de la macrofauna observable en la cueva en un lapso de tiempo determinado.

Un primer resultado es que la presencia de guácharos representa por sí sola el 24% de la biomasa. Y en este caso se trata de una colonia pequeña (200 ejemplares). En cuevas cercanas, como El Samán, u otras de otras regiones del país (como en Caripe, Mata de Mango, tepuy Aguapira, etc.), las cuales albergan ingentes colonias de guácharos (de hasta más de 10.000 ejemplares para una cueva individual), la biomasa por este concepto es extraordinariamente elevada. Y más aún si se tiene en cuenta los aportes de materia orgánica en formas de semillas y vegetales que introducen estas aves. El guano de guácharos es muy rico en materia orgánica, N y P. Además encierra una rica fauna de invertebrados (no computada en esta nota).

Tradicionalmente era considerado que las grandes colonias de quirópteros y guácharos eran responsables de los más altos valores de biomasa en cuevas tropicales. Por ello sorprende constatar que en este caso la presencia de peces es responsable del 57% de la biomasa total, un valor que duplica al de guácharos y quirópteros juntos. Y no sólo en biomasa sino también en



número, la presencia de peces es muy importante (14 mil ejemplares, de 6 especies distintas). Un detalle que habitualmente ha pasado desapercibido. Y esto también es válido para la cercana Cueva de El Samán y otras cuevas de Perijá asociadas al curso bajo de los ríos y caños.

Creemos que la explicación de esto reside en que en realidad el curso subterráneo que atraviesa Los Laureles es un tramo subterráneo del curso principal del Socuy, el cual queda seco en superficie durante la época de sequía (GALAN, 1991). Como ocurre también en el curso del Guasare (donde se encuentra la Cueva Zea) o en Caño Grande (donde se encuentra el Sistema Mara). Todo ello unido a que los cursos bajos y medios de los grandes ríos de Perijá son muy ricos en ictiofauna. En otras regiones, con karsts de montaña, la riqueza ictícola, hipógea y epígea, es considerablemente mucho menor.

En adición, estas características hidrológicas tropicales, también permiten una alta representación de crustáceos Decapoda (cangrejos) e Isopoda. Tanto los peces como los diferentes grupos de crustáceos, poseen representantes troglobios. Otros taxa troglobios de estos grupos están también presentes en otras cuevas de Perijá (VILORIA et al., 1992).

En tercer lugar, y altamente significativa, resulta la abundancia, en biomasa y numérica, de poblaciones de ortópteros Raphidophoridae. Este grupo es muy abundante en la cavidad, con dos especies, una troglófila (oculada y pigmentada), asociada al guano de guácharos en el ambiente intermedio, y otra troglobia, de distintos biotopos con materia orgánica en la zona profunda. La especie troglobia presenta acentuada depigmentación y



carece completamente de ojos. Es abundante a todo lo largo de la galería del río (1.400 m), y debe desempeñar un importante papel en la ecología de la cueva, siendo un detritívoro voraz (que acude con prontitud a los cebos), cuyo alto número probablemente sirve de soporte trófico a varias otras especies de troglobios predadores. Cabe también señalar que habitualmente se asociaba la presencia de ortópteros a los rellenos de semillas del guano de guácharos, y si bien este pudiera ser el caso para la forma troglófila de Los Laureles, no lo es para la forma troglobia, circunscrita al ambiente profundo. En la cueva, no obstante, este ambiente resulta periódicamente fertilizado por las aguas del Socuy. También hemos observado en otras cuevas de Perijá, no asociadas a guácharos ni a cursos de agua importantes, que la presencia y abundancia de ortópteros es considerable, tratándose de un grupo poco investigado y que puede aportar nuevos hallazgos de interés.

El estudio de la fauna colectada con métodos volumétricos (guano, intersticial, etc.) ampliará con toda probabilidad el número total de taxa para la cueva, y por tanto, su biodiversidad. Pero no creemos que esto cambie considerablemente los datos sobre biomasa. La fauna muy pequeña o microscópica, así como bacterias, aunque pueden ser importantísimas en número de individuos y diversidad, influirán relativamente poco en los valores globales de biomasa aquí presentados.

La biomasa correspondiente a fauna cavernícola puede también ser expresada en términos energéticos, como contenido en C y N orgánico, o bajo la forma de unidades derivadas de energía o trabajo, como kilocalorías y joules. Considerando para

los 758 kg de Los Laureles un valor medio en peso seco de 151,6 kg y usando valores medios de equivalencia (NOVAK & KUSTOR, 1981) obtenemos para la biomasa global de Los Laureles un stock calorífico de $3,881 \times 10^6$ joules (3,88 mil Kjoules). En cuevas europeas difícilmente se alcanzan valores de biomasa de 3,9 kg; en proporción, los 758 kg estimados para la fauna de Los Laureles suponen que su biomasa es 200 ó más veces mayor. Estos datos se encuentran por consiguiente entre los más altos valores de biomasa reportados para fauna de cuevas a nivel mundial. Estimamos en consecuencia que muchas cuevas tropicales que albergan ingentes colonias de mamíferos, guácharos y peces cavernícolas, representan los ecosistemas subterráneos de mayor biomasa del globo, la cual puede llegar a ser mayor en 2 á 3 órdenes de magnitud, con respecto a lo conocido sobre cuevas en zona templada. Así, la imagen de relativa pobreza que habitualmente se atribuye a los ecosistemas subterráneos cambia notablemente cuando se consideran los ecosistemas tropicales, en especial los de países megadiversos, entre los que se encuentra Venezuela.

Nuestra principal conclusión es que la importancia relativa de los distintos grupos zoológicos, cuando se considera su biomasa y abundancia numérica, cambia completamente las ideas habituales sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas cavernícolas, en los que tradicionalmente se ha prestado mayor atención a la representación taxonómica. Los estudios cuantitativos de biomasa y diversidad se revelan así como una útil herramienta que aporta otros puntos de vista y nuevas perspectivas para el conocimiento de la fauna cavernícola del Neotrópico.

AGRADECIMIENTOS

A Edgar Trejo, por su ayuda en los trabajos de campo. A los miembros de la Sociedad Venezolana de Espeleología (SVE), a quienes debemos el conocimiento de esta cavidad. Al Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) por su apoyo logístico y las facilidades de laboratorio durante el desarrollo del trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- BOSQUE, C. & O. PARRA. 1992. Digestive efficiency and rate of food pasaje in oilbird nesting. *Condor*, 94: 557-571.
- CALABUIG, E. L. 2004. Métodos cuantitativos en los estudios entomológicos. In: *Curso práctico de Entomología*. Barrientos, J.A., Ed. Manuals Univ. Autòn. Barcelona: 41: Asoc. Españ. Entomol.; CIBIO - Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante; Bellaterra: Universitat Autònoma de Barcelona: 85-102.
- CHAPMAN, P. G. 1954. The estimation of biological populations. *Ann. Math. Statish.*, 25 : 1-15.
- DELAY, B. 1975. Etude quantitative de populations monospécifiques de Coléoptères hypogés par la méthode des marquages et recaptures. *Ann. Spéleol.*, 24(3): 579-593.
- GALAN, C. 1991. Hidrogeología del Sistema del Samán. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 25: 13-24.
- GALAN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 29: 20-38.
- GALAN, C. 1997. Fauna de Quirópteros del País Vasco. *Munibe (Ciencias Naturales)*, S.C. Aranzadi, 49: 77-100.
- GALAN, C. & F. F. HERRERA. 2007. Fauna cavernícola de Venezuela: una revisión. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 40: 39-57.
- GALAN, C.; F. HERRERA & A. RINCON. 2008. Avance preliminar sobre la Fauna Cavernícola de la Cueva de Los Laureles (Sierra de Perijá, Venezuela): Capturas directas, Ecología, Diversidad y hallazgo de alto número de especies troglobias. *Com. VIII Jornadas Venezol. Espeleol.*, Ivic, Caracas + Pag web aranzadi-sciences.org. Archivo PDF, 30 pp.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 365-389.
- JUBERTHIE, C. & V. DECU. 1994. Structure et diversité du domaine souterrain: particularités des habitats et adaptations des espèces. In: JUBERTHIE & DECU. *Encyclopaedia Biospeologica*, Tome I, Soc. Biospéologie, Moulis & Bucarest, pp: 5-22.
- LINCOLN, R.; G. BOXSHALL & P. CLARK. 1982. *A dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge Univ. Press., 298 p.
- MARGALEF, R. 1972. El ecosistema. In : *Ecología Marina*. Fundación La Salle, Caracas, pp: 377-453.
- NOVAK, T. & V. KUSTOR. 1981. Contribution á la connaissance de la biomase et du bilan énergétique de la faune des entrées de grotte en Slovénie (Yougoslavie). *Mém. Biospeol.*, 8: 27-32.
- RACOVITZA, G. 1971. La variation numérique de la population de *Pholeuon (Parapholeuon) moczaryi* Cs. de la grotte de Vadu-Crisului. *Trav. Inst. Spéleol. E. Racovitza*, 10: 273-278.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System Technical Journal*, 27: 379-423, 623-656.
- TANNENBAUM, B. & P. WREGE. 1978. Ecology of the guácharo (*Steatomis caripensis*) in Venezuela. *Bol. Acad. Cienc. Físic. Mat. y Nat.*, 39 (142): 121-137.
- SVE - Sociedad Venezolana de Espeleología. 1991. Zu.31 - Cueva de Los Laureles. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 25: 40-42.
- SVE - Sociedad Venezolana de Espeleología. 1999. Zu.31 - Cueva Los Laureles (segunda parte). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 33: 70-75.
- VILORIA, A.; F. HERRERA & C.GALAN. 1992. Resultados preliminares del estudio del material biológico colectado en Mesa Turik y cuenca del río Socuy. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 26: 7-9.
- YATES, F. 1963. *Sampling Methods for censures and surveys*. Ed. Griffin, London, 3ª Ed.