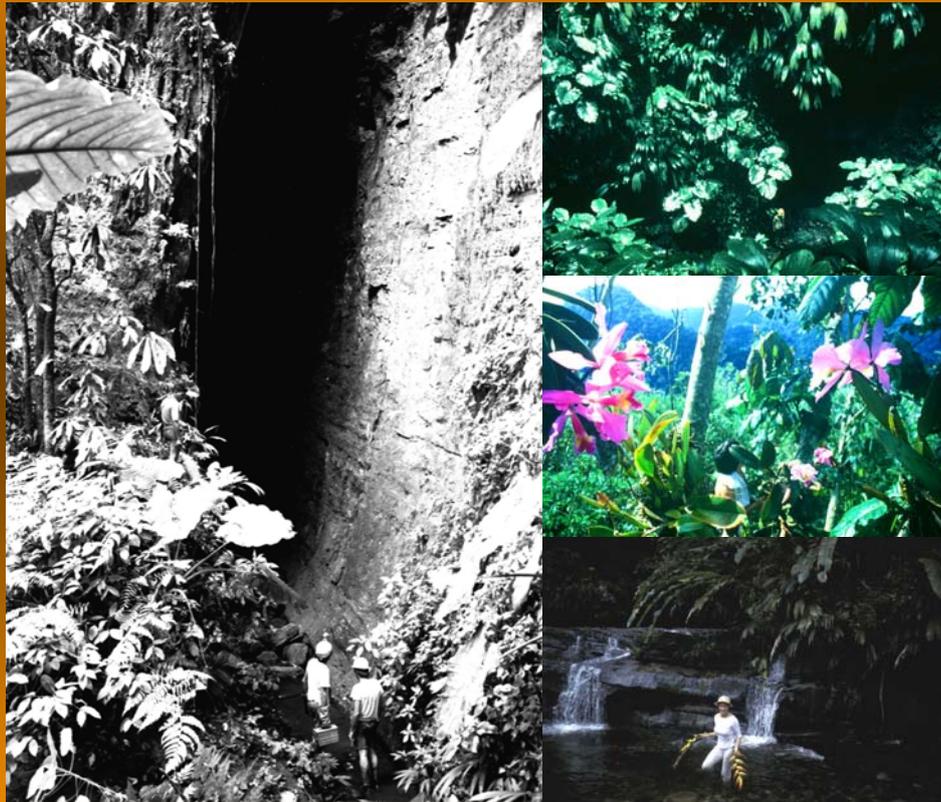


Cueva Grande de Anton Göering

Ecología, Biomasa y Biodiversidad
(Karst de Mata de Mango, Monagas, Venezuela)

Cueva Grande de Anton Göering: Ecology, Biomass and Biodiversity.
(Karst de Mata de Mango, Monagas, Venezuela)



Carlos Galán; Francisco F. Herrera; Ascanio Rincón & Miguel Leis.

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas; Sociedad de Ciencias Aranzadi
& Sociedad Venezolana de Espeleología.
E-mail: cegalham@yahoo.es

Junio 2009.

ECOLOGÍA, BIOMASA Y BIODIVERSIDAD DE LA CUEVA GRANDE DE ANTON GÖERING (KARST DE MATA DE MANGO, ESTADO MONAGAS, VENEZUELA)

ECOLOGY, BIOMASS AND BIODIVERSITY OF THE CUEVA GRANDE DE ANTON GÖERING (KARST DE MATA DE MANGO, ESTADO MONAGAS, VENEZUELA)

CARLOS GALÁN^{1,2,3}; FRANCISCO F. HERRERA^{1,2}; ASCANIO RINCÓN^{1,2} & MIGUEL LEIS²

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

Junio 2009.

RESUMEN

Se presentan datos ecológicos y taxonómicos sobre macrofauna cavernícola colectada por métodos directos y meiofauna asociada a los depósitos de semillas y guano de guácharos de la Cueva Grande de Anton Göering (karst de Mata de Mango, estado Monagas). Se presentan datos globales de biomasa y diversidad para el conjunto del ecosistema de la cueva.

La biodiversidad es elevada, con 104 especies cavernícolas (93 invertebrados y 11 vertebrados) e incluye ocho especies troglóbias (siete invertebrados y un pez Trichomycteridae); algunas de ellas pertenecen a grupos zoológicos de los que no existía un reporte previo de formas troglóbias para la fauna de Venezuela o incluso de Sudamérica. Varias especies son nuevas para la Ciencia.

La biomasa es extraordinariamente elevada y alcanza un total de 3.824 kg (106 g/m² ó 153 kg por cada 100 m lineales de galerías). Estos datos constituyen los más altos valores de biomasa reportados para fauna de cuevas a nivel mundial. Los grupos zoológicos dominantes son aves Steatornithidae, roedores Echimyidae, diplópodos Rhinocricidae, isópodos Porcellionidae y Trichoniscidae. Otros grupos muy bien representados son: peces, coleópteros, ácaros, quirópteros, amblypygios, decápodos, ortópteros, colémbolos, escorpiones y araneidos. Los datos forman parte de un estudio comparado más extenso sobre ecología y biodiversidad de la fauna cavernícola de Venezuela.

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

ABSTRACT

We present ecological and taxonomic data about cave-dwelling macrofauna collected by direct methods and meiofauna associated to seeds and oil-birds guano deposits in Cueva Grande de Anton Göering (Mata de Mango karst, Monagas state). We present biodiversity and biomass global data for the whole cave ecosystem.

The biodiversity is high, with 104 cave-dwelling species (93 invertebrates and 11 vertebrates) and includes eight troglóbites (seven invertebrates and one Trichomycteridae fish); some of them belong to zoological groups without previous reports on troglóbiont forms for the fauna in the caves of Venezuela or even South America. Several species are new species in Science.

The biomass is extraordinarily high and weighs 3.824 kg (106 g/m² or 153 kg by linear 100 m of galleries). These data are the highest biomass values reported for cave-dwelling fauna around the world. The zoological group dominant are Steatornithidae birds, Echimyidae rodents, Rhinocricidae diplopods, Porcellionidae and Trichoniscidae isopods. Other groups very well represented are: fish, beetles, mites, bats, amblypygids, crabs, crickets, springtails, scorpions and spiders. The data are part of a more extensive research about ecology and comparative biodiversity of Venezuelan cave fauna.

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

INTRODUCCION

El ecosistema de la Cueva Grande de Anton Göering (karst de Mata de Mata, Monagas) resulta notable por su biomasa y comprende más de 104 especies cavernícolas, incluyendo ocho especies troglóbias.

Cueva Grande (Mo.19) y otras grandes cavernas de la región de Mata de Mango (macizo kárstico enclavado en las selvas de Teresén e incluido en el Parque Nacional de la Cueva del Guácharo, estado Monagas) poseen grandes colonias de guácharos (*Steatornis caripensis*, aves Steatornithidae), las cuales en conjunto constituyen la mayor concentración de efectivos de esta especie de ave cavernícola en el Neotrópico. Los ingentes rellenos de semillas y guano de guácharos aportados por las aves sirven de soporte a una numerosa representación de invertebrados y roedores. La cueva posee además colonias menores de quirópteros (de tres especies distintas), grandes decápodos y peces Trychomycteridae troglófilos y troglóbios. La fauna cavernícola no asociada al guano es también muy abundante y diversa. La zona profunda del río subterráneo, desprovista de guácharos, y varios laterales y tramos del río, con depósitos orgánicos dispersos, albergan interesantes invertebrados. La cueva es una surgencia que drena un sistema kárstico más extenso, en el cual hay muchas otras simas y cuevas, dolinas y sumideros, situadas en las partes medias y altas de la montaña, y a través de ellas ingresa al sistema una considerable cantidad de materiales orgánicos de origen vegetal y animal, procedentes de la selva externa. La fauna de la cueva se beneficia así de múltiples ingresos de nutrientes arrastrados desde los ecosistemas limítrofes al interior de las cavidades. Aunque la cavidad en su conjunto puede

calificarse de eutrófica, contiene sectores con biocenosis más especializadas, adaptadas al medio hipógeo profundo, no-guanífero, de la misma. Muchas de estas formas, troglófilas y troglobias, también se benefician indirectamente de la disponibilidad de recursos representada por los frutos y semillas aportados por las aves y por la fauna directamente asociada a tales depósitos. La trama trófica en el interior de la cueva resulta compleja, ya que predadores y presas de distintos ambientes aprovechan desigualmente los recursos disponibles, con numerosas interacciones cruzadas (Galán, 1991).

El karst de Mata de Mango constituye en nuestra opinión una región formidable, con montañas de abruptos relieves profusamente karstificados, cubiertos por exuberantes selvas primarias que ocultan infinidad de grandes simas y cavernas. Su situación en las montañas del Oriente de Venezuela, entre la Serranía del Turimiquire y las zonas bajas del Delta del Orinoco, hacen que también presenten una abundancia y diversidad de fauna epígea considerable, incluyendo numerosas especies de grandes mamíferos y reptiles. Es desde luego uno de los karsts más representativos de Venezuela y sus amplias simas con ríos subterráneos y grandes colonias de guácharos resultan emblemáticas para la Espeleología venezolana.

Desde que la Sociedad Venezolana de Espeleología (SVE) comenzó las exploraciones en esta región, hasta el presente, todos los que han participado en ellas coinciden en que la biomasa y diversidad de su fauna cavernícola es considerable y probablemente representan las cuevas con mayor biomasa a nivel mundial (Galán & Herrera, 1998, 2007). El record de diversidad y abundancia lo ostenta sin duda la Sima de Los González (de -205 m de desnivel y 1.526 m de desarrollo), ya que hasta sus galerías internas acceden grandes felinos como el jaguar y el cunaguaro, para dar caza a pichones de guácharos y roedores; la cantidad de artrópodos es también sorprendente y sin ninguna exageración se puede afirmar que en muchas partes de la cavidad el explorador camina sobre un manto viviente (Galán, 1991). Pero estas descripciones y apreciaciones no contaban con muestreos detallados y datos cuantitativos que constituyeran la evidencia científica necesaria para soportar y respaldar tales hechos.

El objetivo principal de este estudio es presentar datos concretos que avalen lo expuesto, describiendo las biocenosis presentes, las especies que las integran, y ofreciendo datos de biomasa, diversidad, abundancia numérica y principales rasgos taxonómicos y ecológicos. Debido a que la Sima de Los González presenta grandes verticales y dificultades internas (pasos de escalada, tramos de natación, cascadas subterráneas), además de su lejano acceso (dos días de exigente marcha de aproximación), elegimos una cueva más cercana y con menores dificultades de exploración, como lo es la Cueva Grande de Anton Göering, para realizar el estudio. Aunque su biomasa es bastante menor, resulta no obstante considerable y muy ilustrativa de la extraordinaria riqueza faunística que encierran las cuevas de esta región. Con sus 2,5 km de galerías, presencia de un río subterráneo y habitada por una numerosa colonia de guácharos, Cueva Grande constituye una cavidad representativa del karst de Mata de Mango y de los sistemas kársticos del Oriente de Venezuela.

Los datos que presentamos han sido obtenidos con una metodología de muestreo ya probada en otras cuevas del país (Galán et al., 2008, 2009), de modo que permiten comparar resultados con los de otras cuevas situadas en distintos karsts y regiones geográficas de Venezuela, bajo distintas condiciones ambientales. Particular atención ha sido dedicada a discriminar y describir la riqueza en especies troglobias, y la biomasa y abundancia numérica de las distintas especies y grupos zoológicos. El trabajo forma parte de un estudio comparado más extenso sobre ecología y biodiversidad de la fauna cavernícola de Venezuela.

MATERIAL Y METODOS

La fauna de la Cueva Grande de Anton Göering fue muestreada en Marzo de 2009 con métodos directos (mediante pinces y pinzas, malla de entomología y malla de mano para la captura de peces), utilizando alcohol etílico de 75° como conservante. Se usaron trampas Sherman para la captura de roedores y malla de neblina para la captura de murciélagos en el interior de la cueva. Se muestrearon directamente los diferentes biotopos de la cueva, e indirectamente se obtuvieron muestras de semillas y guano de guácharos con extractores tipo O'Connor (las cuales fueron separadas en laboratorio con el método de tamizado con embudos de Berlesse). Se utilizaron durante 24 horas cebos atrayentes para artrópodos, compuestos de una mezcla de queso, harina de maíz, y atún, ligeramente macerados. El trabajo de campo fue completado con conteos y observaciones de abundancia numérica sobre cuadrículas representativas, tomando a su vez datos de las superficies muestreadas, procesándolas sobre la topografía.

Las muestras del material colectado fueron examinadas y separadas en laboratorio con microscopio binocular estereoscópico (Wild Heerbrugg, Switzerland & Nikon SMZ 800, Japan) con magnificaciones desde 10 hasta 800 aumentos. Los pesos fueron obtenidos con balanzas de precisión (Mettler PM 460 & Ohaus Corp. AR 2140) con lecturas de 0,0001 g. Datos climáticos fueron obtenidos con sensores Hobo (Pro Temp/RH IS logger; Onset Computer Corp., H08-032-IS) de registro continuo.

En campo y laboratorio fueron tomadas fotografías a color para ilustrar las características de la cueva, biotopos de captura, métodos de colecta y morfología de algunas especies. Fueron tomados datos cuantitativos del número de ejemplares por área, extensión de los distintos biotopos de captura, estimaciones de densidad de invertebrados y censo de grandes especies de vertebrados, utilizando una metodología de muestreo estratificado (descrita pormenorizadamente en: Galán et al., 2008), apta para distribuciones inhomogéneas en agregados y estudios de taxocenosis en condiciones naturales. En identificaciones taxonómicas se siguió la ordenación más actualizada disponible para el Neotrópico o para familias a nivel mundial (entre otras: Bastidas & Zabala, 1995; Smith & Silva, 1983; Naumann et al., 1991; Brues et al., 1954); referencias bibliográficas adicionales para los distintos grupos taxonómicos son dadas en los respectivos apartados.



Entrada al pueblo de Caripe, con una escultura popular del guácharo, ave cavernícola emblemática de la región y de la cercana Cueva del Guácharo. Debajo, colorido mercadillo de productos agrícolas en las calles del pueblo.



Preparando equipos en el caserío Yucucual, con la amable hospitalidad de sus habitantes. Este es el último punto de acceso de los vehículos todoterreno e inicio del camino hacia Mata de Mango. La marcha de aproximación, de un día, demanda el cruce de tres filas montañosas de 1.400 m de elevación.

RESULTADOS

CONTEXTO GENERAL

La Cueva Grande de Anton Göering (Mo.19) está situada a 730 m de altitud, en la parte baja del flanco Norte de la denominada Fila de las Cuevas, zona kárstica de Mata de Mango, a un día de marcha desde el caserío Yucucual, cercano a Caripe. Una descripción y topografía detallada de la cueva, con sus coordenadas geográficas y dimensiones ha sido publicada en SVE (1975). Una descripción de conjunto del karst de Mata de Mango aparece en Galán (1991), con datos geográficos y biológicos adicionales sobre el sistema del que forma parte la cueva y la hidrogeología de la región. Trabajos a los que remitimos al lector que desee ampliar información. La cueva consta de una red de galerías y salas de 2.340 m de desarrollo en planta y +87 m de desnivel.

Lo más importante a destacar es que la cueva forma parte de un sistema subterráneo más extenso, hacia el cual drenan otras grandes cavidades, siendo Cueva Grande la surgencia del mismo. Son parte del sistema de Cueva Grande las simas de El Chorro, Domingo e Hilario, Narciso, La Quebrada, El Barrial, Simón, las Báquiras, y las cuevas del Bajo y de las Lapas (SVE, 1975, 1982, 1984; Galán, 1991). Varias de ellas superan los -200 m de desnivel y muchas otras los -100 m, a la vez que casi todas constituyen sumideros de arroyos epígeos, gigantescas dolinas y depresiones kársticas, a las cuales ingresan importantes cantidades de materiales orgánicos procedentes de la selva externa.

Todas estas cavidades se desarrollan en una unidad de caliza pelágica de la Formación Querecual (de edad Turoniense, Cretácico tardío), formada en ambiente euxínico. Estas calizas, de colores oscuros a negros, son lutíticas, piritosas y laminares, con un alto contenido en sílice y concreciones elipsoidales de carbonato de calcio, frecuentemente fosilíferas. Estas características de la roca, similares a las de la Formación La Luna del occidente del país (donde se ubica entre otros el Sistema Mara, en la Sierra de Perijá) (Galán, 2005; Rodríguez & Galán, 2008), dan lugar a un tipo de karstificación que genera casi siempre grandes cuevas, con galerías muy amplias, de trazado sencillo. Este detalle es importante para la biología del guácharo, ya que esta ave de costumbres cavernícolas nidifica y forma colonias numerosas en cuevas de grandes bocas y galerías amplias, descartando aquellas de escaso volumen o amplitud. Además, la estructura laminar de la caliza, en bancos delgados, facilita la formación de repisas y cornisas en el interior de las galerías, proporcionando a las aves una arquitectura por demás favorable para la construcción de sus nidos. Esta elección por el ave, de roca estratificada con multitud de cornisas, se presenta también en otras litologías, como en las grandes simas y cañones en las cuarcitas precámbricas del Grupo Roraima que conforman los tepuys de la región de Guayana, en el sur del país.

A modo de ejemplo, en el total de 24 cavidades exploradas en la Fila de las Cuevas hay más de 8 km de galerías muy amplias donde nidifican los guácharos, versus 700 m en la Galería Humboldt de la renombrada Cueva del Guácharo, situada en Caripe. Por ello, las poblaciones de esta ave son 10 veces más numerosas que la de la Cueva del Guácharo, estimada entre 10 mil y 18 mil ejemplares, según las épocas. De hecho, existen múltiples intercambios y desplazamientos de las aves para formar sus colonias de cría entre las diversas cuevas de toda la región de Caripe - Mata de Mango, motivo por el cual este karst fue incluido en la ampliación del Parque Nacional El Guácharo, a fin de preservar a la especie. Cuevas individuales como las de Los González, Pánfilo, El Danto, Domingo, Hilario, Narciso, Clara y Cueva Grande albergan cada una de ellas poblaciones de guácharos de más de 5.000 individuos, y muchas otras cuevas contienen colonias algo menos numerosas.

Los guácharos (Caprimulgiformes, Steatornithidae) son aves frugívoras de alimentación nocturna que habitan en cuevas de regiones montañosas selváticas del norte de América del Sur. Su alimentación está conformada principalmente por la pulpa de los frutos de muchas especies de árboles de las familias Palmae (palmas), Lauraceae (laureles) y Burseraceae (Bosque et al, 1995). Los adultos toman los frutos de los árboles durante el vuelo y los tragan enteros, extraen la pulpa en el estómago y regurgitan las semillas casi intactas. Durante la época de cría los pichones se encuentran en los nidos construidos en elevadas repisas en el interior de las cuevas. Los adultos transportan a la cueva los frutos para la alimentación de los pichones, éstos extraen la pulpa y dejan caer las cáscaras y semillas, que se acumulan en el piso. Una repisa puede contener desde decenas hasta centenares de nidos, con dos a cuatro crías cada uno. Dado que algunas colonias alojan miles de parejas, este proceso genera gigantescos depósitos de millones de semillas en las galerías de las cuevas (Herrera, 1995). La abundancia de fauna en tales depósitos y en torno a ellos es muy considerable y a menudo sostienen miles de macroartrópodos por m² (Galán, 1991). Si a ello sumamos la fauna cavernícola habitual, de otros biotopos no-guaníferos, se comprenderá que la abundancia y diversidad de fauna en estas cuevas es excepcionalmente elevada.

EL ECOSISTEMA DE CUEVA GRANDE

Los rellenos de materia orgánica aportados a la cueva por los guácharos forman rellenos sedimentarios de varios metros de espesor. Las acumulaciones de semillas o "guano" generan montículos de varios metros de altura, particularmente en las galerías no lavadas por flujos de agua. Estos montículos constituyen el habitat de ricas comunidades de artrópodos (Herrera, 1995), pero también de otros invertebrados y vertebrados (Galán, 1991).

Los rellenos de semillas contienen también cáscaras y partes carnosas de los frutos, de muy diversas especies vegetales. Pueden presentarse en diverso estado de conservación y con algunas semillas germinadas formando praderas de tallos y plántulas



Vista de las filas montañosas de La Felipa y Rosacruz, desde la Quebrada Ron Viejo (en el flanco de la Fila del Toro), en camino hacia Mata de Mango. Numerosas epífitas y bejuco cuelgan del dosel arbóreo.



Selva primaria entre los primeros contrafuertes de Mata del Mango, con la Fila de las Cuevas a la derecha.

depigmentadas que crecen en oscuridad total. En este "guano" de guácharos el porcentaje representado por los excrementos de las aves es ínfimo en comparación con los residuos vegetales, y por tanto difiere considerablemente de los guanos descritos para quirópteros, en todo el mundo, o para vencejos *Aerodromus*, en el sureste de Asia. En él predominan invertebrados fitófagos, granívoros y detritívoros sobre los propiamente guanobios.

Este "guano" es un sustrato rico en materia orgánica (85,3%), fósforo (0,46%) y nitrógeno (3,1%). Estas tres variables se presentan en cantidades apreciables, constituyendo un sustrato favorable para la existencia de comunidades de artrópodos. Los histosoles o suelos orgánicos, a pesar de tener menores cantidades de fósforo y nitrógeno, constituyen el sustrato más parecido al guano de guácharos. Además éste es ligeramente ácido (pH 4,3), debido al desdoblamiento de los diversos ácidos orgánicos contenidos en las semillas (Herrera, 1995).

La granulometría de este sustrato es variable, y está en gran parte condicionada por el tamaño inicial de las semillas (generalmente grandes, de varios cm) que caen desde las repisas de la cueva; estos tamaños oscilan entre los 45 y 5 mm, pudiendo ser reducidos por la actividad biológica hasta valores por debajo de 0,1 mm. Aunque existen diferencias entre distintos depósitos de semillas y entre el estado de los mismos en la cueva (a causa de diferencias en la ubicación de las localidades y variaciones en los parámetros físicoquímicos, condicionadas a su vez por factores tales como la cercanía a las aguas del río que atraviesa la cueva, exposición al goteo de paredes y techo, tasa de caída de semillas, actividad biológica de la fauna, etc.), existe sin embargo una similitud: al aumentar la profundidad del sustrato disminuye la granulometría, el contenido en materia orgánica y el pH, lo cual parece deberse a una única causa, la actividad biológica y en particular la alimentación de los artrópodos sobre el guano (Herrera, 1995).

La alimentación (y metabolismo general) de la biota que utiliza el guano conlleva a: la fragmentación de las semillas caídas sobre el montículo y la reducción del tamaño de partículas con la profundidad; la liberación de carbono, principalmente por la respiración, la cual explica la disminución del contenido orgánico con la profundidad; y la exposición de ácidos orgánicos contenidos en las semillas, con la consecuente acidificación del medio (Herrera, 1995). El resultado más notable es que a partir de los 10-15 cm de profundidad la fauna de artrópodos prácticamente desaparece, el relleno presenta una consistencia de grano fino, y por debajo de los 30 cm se muestra saturado de agua y carente de fauna.

Entre los artrópodos presentes en estos montículos de semillas han sido considerados predominantes, tanto por nº de especies como por la abundancia de individuos, los ácaros y coleópteros, seguidos de dípteros y otros grupos. Así p.ej. Herrera (1995) reporta 62 especies de artrópodos para la fauna del guano en la Cueva del Guácharo, siendo 20 de ellas ácaros y 13 coleópteros. Los restantes grupos incluyen a: dípteros, colémbolos, araneidos, diplópodos, himenópteros, pseudoescorpiones, isópodos, quilópodos, isópteros, embiópteros, psocópteros, homópteros, y lepidópteros. Pero este espectro faunístico puede variar considerablemente de una a otra cueva. En el caso de Cueva Grande, si bien los ácaros están muy bien representados, los coleópteros son más escasos, y grupos como los isópodos y diplópodos presentan una abundancia muy considerable. Otros grupos, como los Blattodea, extraordinariamente abundantes en Los González y otras simas de Mata de Mango, resultan escasos en Cueva Grande, probablemente porque están más asociados a los depósitos de madera que ingresan a las simas por gravedad o arrastrados por las aguas, que a las semillas que aportan los guácharos.

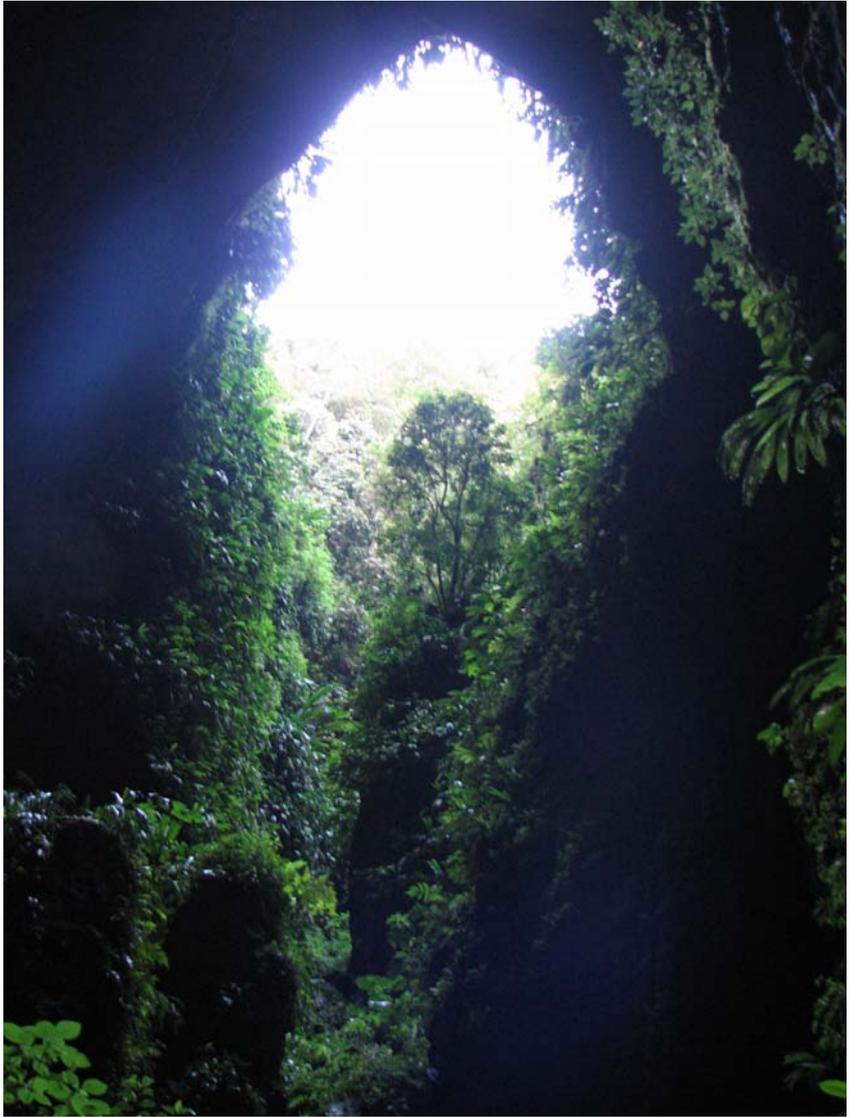
En todo caso, en la literatura sobre cuevas con guácharos se ofrece una imagen de uniformidad para el "guano" de guácharos que está muy lejos de existir, y en cada cueva este sustrato puede contener una representación faunística por demás variable. En adición, la fauna de las paredes de roca en las cercanías de los depósitos de semillas es también muy variable. Grupos como los escorpiones y ortópteros están muy bien representados en las cuevas de Mata de Mango, mientras que pueden faltar en otras regiones. Lo mismo podría decirse de la abundancia y diversidad de crustáceos decápodos e isópodos, e incluso de vertebrados, donde por ejemplo destaca para Cueva Grande la abundante población de roedores *Proechimys*, que utiliza las semillas, y otras especies menores.

A lo largo de la Galería del Río son comunes sobre las paredes diversas especies de pequeñas arañas, grandes frinos (*Amblypygi*), cangrejos *Pseudothelphusidae*, isópodos y quilópodos. En las playas y repisas con restos orgánicos son abundantes los colémbolos, pequeños coleópteros, diplópodos, araneidos; en menor medida: isópodos, oligoquetos, opiliones, quilópodos, moluscos. Numerosos dípteros (de varias especies) y microlepidópteros sobrevuelan la galería.

La diversidad total de la cueva asciende a 104 especies distintas, estando representadas en los depósitos de semillas y guano de guácharos 36 taxa (27 de ellos restringidos a este sustrato). No obstante conviene también destacar que el muestreo fue realizado fuera de la época de cría de las aves, y es sabido que las fluctuaciones en el ciclo de estas aves introducen grandes oscilaciones en los depósitos de semillas y su fauna asociada, exacerbándose en época de cría. En las cuevas de la región se ha constatado que el número de guácharos es mayor en las cuevas en la época de cría (hacia mayo-junio) y menor durante los otros meses del año. El aumento de las colonias en estas cuevas parece obedecer a que están situadas más cerca de selvas con abundante alimento para las aves y cuyos frutos tienen un pericarpio rico en materias grasas muy adecuado para subvenir a las necesidades de alimentación de los pichones. En la época de cría, los guácharos adultos aportan a la cueva gran número de frutos para alimentar a sus pichones, con una tasa de acumulación de frutos y semillas en la cueva mucho mayor, y también con el aporte animal representado por los pichones que caen de sus nidos. En tal época el número de invertebrados y roedores que aprovechan los materiales orgánicos, y el de predadores que da caza a los primeros, se incrementa considerablemente, pudiendo acudir incluso reptiles y grandes carnívoros. Mientras que en otras épocas, de más escaso alimento, la biomasa es algo menor.



Cruzando el río Arcacuar, entre Mata de Mango y la Fila de las Cuevas, en camino hacia la Cueva Grande. El naturalista alemán Anton Göering visitó la región en 1867. Guiado por indígenas Chaima, tras una caminata de 7 días desde Caripe, alcanzó las bocas de las cuevas Grande y Clara, y nos legó unas maravillosas acuarelas y descripciones de la región.



Vivac en la boca de la Cueva Clara, de 80 m de altura, abierta en el fondo de una dolina gigantesca. En esta cueva también habita una numerosa colonia de guácharos. Nótese los depósitos de semillas desde la misma entrada.

En adición, el ciclo hidrológico también introduce variaciones, ya que en aguas altas son lavados y arrastrados materiales orgánicos de las simas y sumideros superiores del sistema hacia el acuífero kárstico drenado por Cueva Grande, con la consiguiente fertilización de galerías en zona no-guanífera por materia orgánica particulada y disuelta, de distintos orígenes.

Si además tenemos en cuenta que detritófagos y predadores de los distintos biotopos establecen interacciones cruzadas, la trama trófica y biocenótica se complica. Haría falta efectuar un seguimiento y monitoreo a lo largo de todo el año para entender a cabalidad toda la complejidad y fluctuaciones que presenta el ecosistema de la cueva.

En todo caso, sólo queremos destacar que los datos que presentamos corresponden a un momento puntual en el dinamismo del ecosistema de la cueva. No obstante tales datos resultan por demás ilustrativos. Aunque diversos trabajos reportan datos sobre la fauna de cuevas con colonias de guácharos, generalmente sólo mencionan algunas especies halladas o alguna breve referencia a su abundancia numérica en las muestras, pero sin cuantificar su biomasa. En este trabajo se estudia por primera vez con detalle la representación taxonómica y numérica, la extensión de los biotopos habitados por las distintas especies, incluyendo datos de biomasa para las especies del guano de guácharos y para la totalidad de la fauna de la cueva. Esto aporta nuevas ideas sobre qué especies resultan en realidad dominantes y cuál es su peso relativo en la trama trófica del ecosistema de la caverna.

DESCRIPCION DE LA CAVIDAD Y EXTENSION DE SUS BIOTOPOS SUBTERRANEOS

La cavidad consta de una galería central de 1,2 km, recorrida por el río subterráneo, y una red de laterales hidrológicamente inactivos, colgados a varios metros de altura sobre el cauce. Algunos de ellos son amplios y extensos, totalizando la cueva 2.502 m de desarrollo espacial (2.340 m en planta) y +87 m de desnivel.

El acceso a la cavidad es un estrecho cañón con cascadas y pozas de agua que se inician antes de alcanzar la boca. Esta es estrecha en su base, por donde emergen las aguas del río, pero alcanza 20 m de altura siendo más ancha la parte alta del conducto (5-6 m). A partir de la boca el perfil es escalonado, alternando tramos subhorizontales de aguas someras con pozas de agua profunda (donde es necesario nadar) y pequeñas cascadas (la mayor de ellas de 6 m) que es necesario remontar. La galería del río es amplia (5-15 m de ancho x 10-20 m de altura). A mitad de recorrido las aguas se hacen profundas y las bóvedas, hasta entonces altas, se tornan bajas y casi rozan las aguas. A través de un enrejado semisumergido se alcanza el sifón inicial, surgente, en la cota +54 m con respecto a la boca. Las aguas del río, con un caudal medio de 280 l/s, están sometidas a crecidas bruscas, ya que drenan una amplia cuenca donde las precipitaciones son importantes (3.000 mm/a), y en tales casos el nivel de las aguas puede remontar varios metros de altura en la galería principal. No obstante ésta conserva playas de roca y cantos rodados, mantos estalagmíticos y sedimentos colgados sobre pequeñas repisas existentes en su trayecto; cada tanto se observan acumulaciones dispersas que contienen semillas germinadas y guano procedentes de guácharos que vuelan en la parte alta.

Los laterales son disímiles. Sucintamente podría decirse que existen cuatro grandes galerías laterales secas, que denominamos Galería de las Claraboyas, del Silencio, de la Ermita y del Cachicamo. A 100 m de la boca la cavidad alcanza más de 30 m de altura y presenta varias claraboyas que iluminan este sector. Remontando desde el río una rampa escalonada de 54 m de largo se accede al primero de estos laterales, la Galería de las Claraboyas, la cual está formada por una sucesión de gigantescas salas, de 252 m de desarrollo, habitadas por guácharos. La parte baja del primer salón cae en sima sobre la parte alta de un largo tramo de la Galería del Río, por lo que a través de ella pasan las aves y caen semillas.

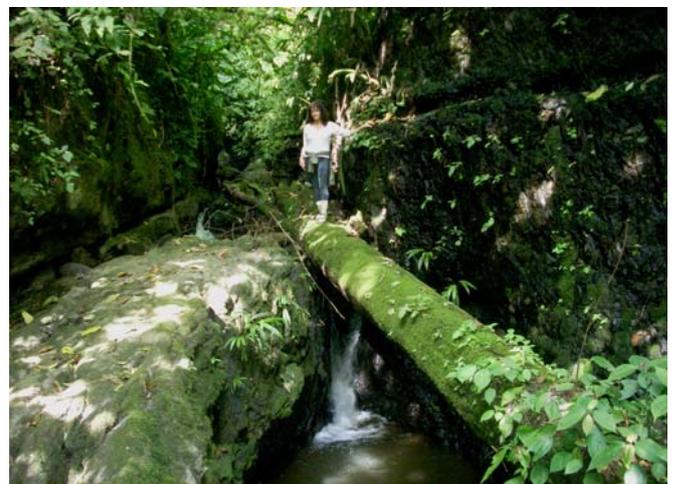
A unos 400 m de la boca, tras cruzar a nado una poza profunda y escalar una cascada de 6 m, se abre otro lateral a nivel del piso, la Galería del Silencio, desprovisto de aves pero con roedores y otras especies de invertebrados troglófilos. Esta consta de dos entradas que posteriormente se conectan; posee escasas formaciones y muestra señales de sufrir inundaciones periódicas por las aguas del río, totalizando 320 m de longitud. Sesenta metros después se abre el lateral de La Ermita, el más amplio de todos, de 600 m de recorrido. Tras remontar un escarpado de +30 m sobre el nivel del río, se accede a esta amplia galería subhorizontal, la cual alcanza 15 m de ancho y en torno a 20-25 m de altura, ampliándose aún más en su parte final, ascendente, en la cual se alcanza el punto más alto de la cavidad en la cota +87. Esta galería es de paredes muy verticales (su sección es rectangular) y presenta en su parte más alta una sucesión de cornisas donde anida una colonia de guácharos muy numerosa y antigua a juzgar por la capa de semillas que cubre totalmente el piso y cuyo espesor supera varios metros. En esta galería, que seleccionamos para tomar muestras volumétricas del guano, la cantidad de fauna es sorprendente, con centenares de roedores *Proechimys guirae*, centenares a miles de escorpiones, grandes amblypygios y ortópteros que deambulan sobre sus paredes, y millones de isópodos blancos, coleópteros, diplópodos y otras especies. En su parte final, con numerosas espeleotemas y recubrimientos estalagmíticos, habitan al menos 3 especies distintas de quirópteros. Sobre sustrato estalagmítico, desprovisto de semillas, colocamos cebos, de los que seguramente dieron cuenta con prontitud los roedores y ortópteros, pero que albergaban al momento de su revisión un día después pequeños diplópodos y colémbolos en grandes números.

A unos 700 m de la boca se abre la Galería del Cachicamo, amplio lateral ascendente de 115 m, con grandes espeleotemas y también habitado por guácharos, quirópteros, roedores, y fauna asociada.

A partir de este punto se inicia la zona profunda, desprovista de guácharos y casi totalmente inundada con aguas profundas donde es necesario avanzar a nado, la cual cubre 437 m de galerías, pero que también posee algunas playas y repisas con fauna sobre las mismas y las paredes rocosas. La presencia de fragmentos de madera y partículas vegetales demuestra que esta zona profunda recibe aportes orgánicos arrastrados al acuífero desde las grandes simas superiores del sistema. Aunque la fauna es



Campo Base al lado de la quebrada que emerge de la Cueva Grande de Anton Göering.



Diversos aspectos del campo base e inicio del cañón de acceso a la cueva.

menos abundante sigue siendo diversa, siendo conspicuos los isópodos, colémbolos, pequeños coleópteros, dípteros, y muchos arácnidos predadores, tales como diversas especies de araneidos, amblypygios y opiliones.

Por lo demás, a lo largo de todo el río, son muy comunes en las aguas los peces y grandes decápodos, de varias especies, incluyendo formas troglóbias, aunque no resultan fáciles de observar y menos aún de capturar.

La separación entre distintos ambientes no resulta fácil, particularmente porque los restos de semillas traídos por los guácharos pueden encontrarse en cantidades menores dispersas a lo largo de la cueva, excepto en su parte profunda. Nosotros muestreamos todos los ambientes a nivel de suelos y superficie de las aguas y las paredes rocosas hasta 2 m altura, discriminando las zonas guaníferas (con depósitos más o menos importantes de semillas) de aquellas otras no-guaníferas (sin guano o sólo con restos dispersos). Consideramos como ambiente superficial o zona de entrada sólo los sectores en penumbra iluminados por la boca de acceso y claraboyas del primer sector de la cueva (102 m de la galería del río y 54 m de la rampa de acceso a la Galería de las Claraboyas). De este modo el ambiente superficial comprende una superficie de 2.730 m² (204 m² correspondientes a estanques de agua, 1.778 m² a suelos y 748 m² a paredes). El ambiente profundo comprende 2.972 m² (699 m² de agua, 175 m² de playas y 2.098 m² de paredes). Mientras que los ambientes intermedios comprenden la mayor parte de la cueva, con 30.397 m² sobre un total muestreado de 36.099 m² para toda la cavidad. La discriminación del ambiente intermedio por galerías y sustratos, es dada en la tabla anexa (Tabla 1), junto a la de los otros ambientes. Se destaca las áreas totales de paredes y suelos en zonas guaníferas. Sobre estos datos globales han sido discriminadas y medidas en campo áreas menores, para obtener, en distintas combinaciones, la superficie de los biotopos utilizados por las distintas especies.

Tabla 1. Superficies muestreadas en las distintas galerías del ambiente intermedio, zona de entrada y zona profunda.

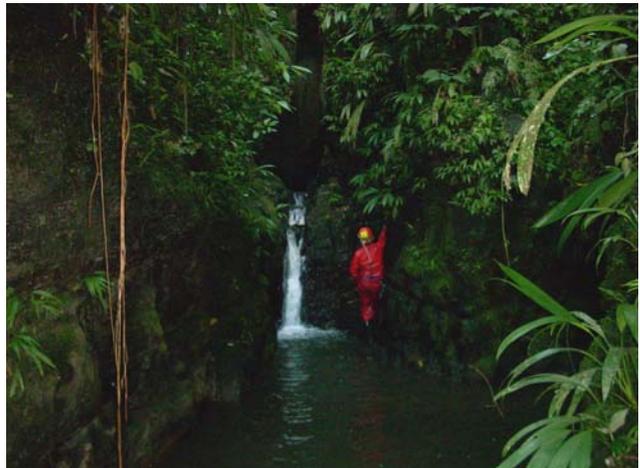
Siglas utilizadas: Su Agua = Superficies cubiertas por aguas. Su s/g = Suelos y playas sin guano. Su c/g = Suelos con depósitos de guano. Pa s/g = Paredes en zonas sin guano. Pa c/g = Paredes en zonas con guano. Todas las superficies son expresadas en m². Sólo en la columna 2 se dan las medidas de longitud en m lineales. Los cálculos tienen en cuenta un 20% de sinuosidad de paredes. La Galería del Río comprende en total tres tramos, en la zona de entrada, ambiente intermedio y zona profunda. La columna Suelos incluye en su suma las superficies cubiertas por las aguas.

Galerías Ambiente intermedio	Longitud	Su Agua	Su s/g	Su c/g	Suelos	Pa s/g	Pa c/g	Paredes	Totales m ²
Galería del Río	662 m	3.972	1.986	-	5.958	3.178	-	3.178	9.136
Galería del Cachicamo	115 m	-	-	805	805	-	552	552	1.357
Galería de la Ermita	560 m	-	2.000	4.550	6.550	480	4.000	4.480	11.030
Galería del Silencio	320 m	-	1.920	-	1.920	1.536	-	1.536	3.456
Galería de las Claraboyas	252 m	-	-	4.208	4.208	-	1.210	1.210	5.418
Subtotal 1	1.909 m	3.972	5.906	9.563	19.441	5.194	5.762	10.956	30.397
Zona de Entrada Subtotal 2	156 m	204	1.778	-	1.982	748	-	748	2.730
Zona Profunda Subtotal 3	437 m	699	175	-	874	2.098	-	2.098	2.972
Totales =	2.502 m			9.563			5.762		36.099

La cavidad, considerada globalmente eutrófica, por contener una importante colonia de guácharos e ingentes depósitos de restos de semillas y guano aportados por los mismos, en realidad consta de 3 secciones distintas: una sección oligotrófica (ambiente profundo, el cual representa el 8,2% de su superficie), una sección mesotrófica (constituida por los ambientes superficial y gran parte del intermedio, los cuales suman el 49,4% de la superficie), y una sección eutrófica (parte del ambiente intermedio, con grandes depósitos de guano y semillas, el cual suma el 42,4% de la superficie = 9.563 + 5.762 m²). Así, los ambientes no-guaníferos (meso a oligotróficos) (57,6%) superan ligeramente en extensión a los ambientes estrictamente guaníferos (eutróficos). Pero en conjunto, la presencia de guácharos y fauna asociada a los materiales orgánicos que aportan los mismos, extiende su influencia al conjunto de la cavidad.

Climáticamente, las galerías de la cueva experimentan escasas oscilaciones térmicas y siempre un alto contenido de humedad, con frecuentes valores de sobresaturación en la zona profunda, menos ventilada, y a lo largo del río.

Los sensores Hobo fueron dispuestos en 3 puntos a lo largo de la cueva, registrando datos continuos desde las 12 horas del 08/03/2009 hasta las 19 horas del día 09/03/09. El Hobo 1, dispuesto en la galería del río en zona oscura (inicio del ambiente intermedio, tras pasar las claraboyas de la zona de entrada y remontar la primera cascada alta), registró una leve variación de la temperatura ambiente, de entre 19,8 y 19°C, con mayor variación de la humedad relativa, de entre 98,2 y 94% (puntos de rocío de 19,5 a 18,4%, respectivamente). El Hobo 2, dispuesto en la Galería de la Ermita, mantuvo una temperatura y humedad constantes, de 22,9°C y 98,3% (con punto de rocío de 22,5°C). El Hobo 3, dispuesto en el inicio de la zona profunda registró una muy leve variación, de entre 20,5 y 20,2°C (los valores más bajos corresponden a las horas nocturnas), humedad relativa con valores continuos de sobresaturación, del 103%, y puntos de rocío de 20,5 y 20,2°C, respectivamente. La diferencia más marcada la constituye el hecho de que las galerías secas, elevadas sobre el nivel del río (y alejadas del contacto con el agua fría), mantienen una temperatura 2,5 a 3,9°C más alta que la del río, lo cual se aprecia también por la sensación térmica que experimentan los exploradores. A la elevación del calor ambiental puede contribuir en parte la elevada abundancia de fauna y fermentación de los depósitos de semillas. Pero en todo caso se trata de galerías amplias, bien ventiladas, que no forman "trampas de calor", como las reportadas para colonias de quirópteros en cuevas calientes (ver p.ej. Tejedor et al, 2005).



Pozas de agua y cascadas en el cañón de acceso a Cueva Grande, y primeros metros en la Galería del Río.



Cueva Grande de Anton Göering. Entrada e inicio de la Galería del Río. La bóveda alcanza 25 m de altura.

BIODIVERSIDAD

INVENTARIO DE MACROFAUNA CAVERNÍCOLA (CAPTURAS DIRECTAS)

Excluyendo la fauna de los depósitos de semillas y guano de guácharos objeto de estudio volumétrico (la cual es descrita en otro apartado) y la microfauna (no abordada en este estudio), presentamos un inventario de los taxa encontrados mediante capturas directas. El mismo incluye 77 especies (66 invertebrados y 11 vertebrados). Para cada grupo es dado un resumen de sus principales características morfológicas y ecológicas. Se indica entre paréntesis el número de especies del grupo zoológico, seguido del total acumulado.

Oligochaeta. (2; s 2). Se encontraron dos especies troglófilas de anélidos oligoquetos, una de pequeña talla (2 cm) y color gris oscuro, y otra de mayor talla (5 cm) y morfología robusta, de color gris claro, psb. pertenecientes a la familia Enchytraeidae. Habitan tanto en bancos de sedimentos a lo largo del río como en rellenos arcillosos de galerías laterales inactivas. La especie robusta es relativamente escasa, mientras que la de pequeña talla es abundante en sedimentos con restos orgánicos.

Mollusca. (3; s 5). Fueron halladas tres especies troglófilas de caracoles Stylommatophora cf. Subulimidae en las playas de guijarros del curso del río y en la superficie y periferia de los rellenos de guano de guácharos.

Isopoda. (3; s 8). En el ambiente profundo y en la galería del río fue hallada una especie troglobia de isópodo terrestre Trichoniscidae, en bajo número; es completamente depigmentada y anoftalma, de 4-7 mm de talla. Una segunda especie, troglófila, de Porcellionidae (*Porcellio sp.*), es muy abundante en los rellenos secos de semillas y guano de guácharos, pero también entre bloques de roca, restos de madera y sedimentos arcillosos húmedos. Localmente su densidad es extraordinariamente elevada (hasta más de 1.000 ejemplares / m²). Esta posee grupos de ocelos negros, bien visibles, cuerpo blanco amarillento y talla similar (5-6 mm). Algunos ejemplares, de algo menor talla (probablemente juveniles) son enteramente blancos, pero con ojos negros. Una tercera especie troglófila, de menor talla (3 mm) y color gris oscuro, de la familia Oniscidae, se encuentra en menor número junto a la anterior, siendo también una forma oculada.

Decapoda. (2; s 10). Fueron halladas dos especies troglófilas de cangrejos Pseudothelphusidae a lo largo de la galería del río. La primera de ellas, *Pseudothelphusa garmani*, es la más abundante, robusta y de talla grande (su caparazón alcanza hasta 14 cm de ancho), con fuertes quelas, desiguales. Se refugia en grietas y oquedades de las paredes rocosas, próxima o a nivel del agua.

De la misma familia (Pseudothelphusidae) y en similar habitat, fue observada otra especie, *Microthelphusa sp.*, de menor talla (5-7 cm) y menos robusta. Ambas son formas pigmentadas y oculadas.

Scorpiones. (1; s 11). Muy abundantes en toda la cavidad, sobre paredes de roca, tanto en la vecindad inmediata de los depósitos de guano de guácharos como en otros biotopos ricos en fauna. Se trata de una forma troglófila del género *Tityus* (familia Buthidae) del grupo Androcottoides, cf. *Tityus monaguensis*, especie descrita de la Sima de Los González (en el mismo macizo de Mata de Mango, donde se encuentra Cueva Grande). Es una forma troglófila, oculada y pigmentada. En la cavidad se encuentran desde juveniles poco pigmentados hasta adultos de talla grande y coloración marrón oscura (desde 2 á más de 10 cm de longitud total), pero también fue hallada la misma especie en el campamento base, en la selva externa en la proximidad de la cueva.

Pseudoscorpiones. (2; s 13). De gran interés resultó el hallazgo de dos especies troglobias distintas de pseudoescorpiones. Una de 8 mm de talla, sin ojos, depigmentada, con pedipalpos largos pero robustos, perteneciente psb. a la familia Cheiridiidae. La otra, cf. Chthoniidae, es diminuta, de 2 mm de talla, sin ojos, completamente depigmentada y de cuerpo elongado. Probablemente, en ambos casos, se trata de especies nuevas para la Ciencia.

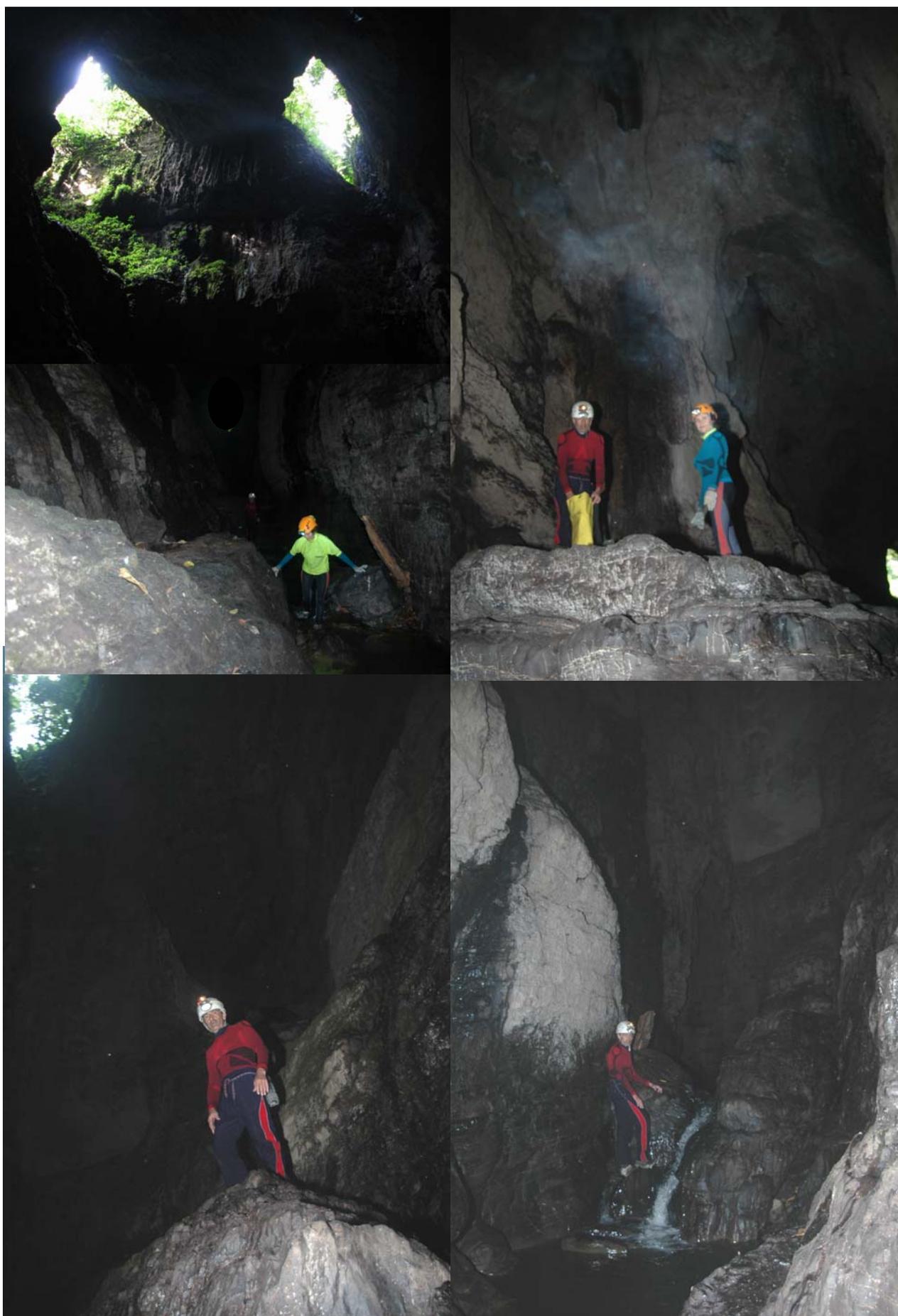
Schizomida. (1; s 14). En la zona profunda de la cavidad, fue encontrado sobre sedimentos arcillosos un representante del orden Schizomida (antes suborden del orden Uropygi), de 3 mm de talla, elongado, con apéndice caudal corto, depigmentado y carente de ojos, perteneciente a la familia Schizomidae. Su abdomen toma un ligero color gris debido a su contenido interno, y su parte anterior y apéndices son de color quitinoso claro, pero los tegumentos resultan translúcidos. Se trata probablemente de una nueva especie, y segundo representante troglobio para este grupo en Venezuela, tras el hallazgo de otra indescrita especie troglobia de Schizomida en la Cueva de Los Laureles (Sierra de Perijá) (Galán et al., 2008, 2009).

Amblypygi. (2; s 16). A lo largo de las paredes de la cavidad habita una numerosa población de frinos de la familia Charontidae, con dos especies de dos géneros distintos, *Phrynus sp.* y *Heterophrynus sp.*, de similar aspecto pero distinguibles por la dentición del último artejo de los pedipalpos (armados de fuertes espinas) y otros caracteres apreciables al microscopio. La primera alcanza una talla de 25 cm con los apéndices extendidos (longitud cuerpo de hasta 6-7 cm); la segunda es de mayor talla, hasta 40 cm con apéndices extendidos (longitud cuerpo de 8-10 cm) y coloración más oscura. Debido a que se encuentran ejemplares de distintas edades (y tamaños) no es posible discriminarlas en campo, aunque la primera parece ser más abundante. Ambas se encuentran en la proximidad de los depósitos de guano de guácharos pero también a lo largo del río en muchos otros puntos con concentraciones de fauna, especialmente ortópteros Gryllidae, sobre los que predan con preferencia. Ambas especies, troglófilas, son oculadas y pigmentadas, aunque los juveniles de ambas son menos pigmentados.

Araneae. (7; s 23). Las arañas constituyen un grupo de predadores muy bien representado en todos los ambientes de la cueva. Provisionalmente hemos separado siete especies, todas ellas troglófilas. Están incluidas las familias Dipluridae, Oonopidae, Theridiidae, Scytodidae, y otras por determinar. Son comunes las especies de pequeño tamaño que construyen telas de caza en concavidades de las paredes de roca a lo largo del río, hasta el sifón terminal, predando probablemente sobre pequeños artrópodos (especialmente dípteros y microlepidópteros, muy abundantes). Algunas (psb. Oonopidae) cuelgan sacos de huevos blancos de hilos verticales. Fueron observados himenópteros parasitando los sacos de huevos de una de las especies de araña.



Zona de entrada. Tramo de 100 m entre la boca de acceso y las primeras claraboyas. La oscuridad no es absoluta.



Claraboyas a +40 m sobre la Galería del Río. En la foto inferior izquierda se aprecia la abrupta rampa de acceso al lateral llamado Galería de las Claraboyas, que desde abajo parece infranqueable. En la imagen inferior derecha, el inicio de la zona en oscuridad absoluta.

Opiliones. (2; s 25). Fueron halladas dos especies troglófilas de opiliones. La primera de ellas, cf. *Vimula albiornata caripensis* Soares & Avram, 1987 (Agoristenidae) (descrita de la Cueva de Quijano, en Caripe), es de color marrón-rojizo y cuerpo de 3,5-4 mm de talla, posee un amplio dibujo dorsal amarillo claro (que se prolonga en motas en la región abdominal), y apéndices muy elongados. La otra especie es robusta, de la familia Gonyleptidae, de talla más grande, color naranja, con fuertes quelíceros y pedipalpos armados de largas espinas. Las dos poseen ojos bien desarrollados. La primera de ellas es muy abundante en todos los biotopos de la cueva.

Acari. (5; s 30). Aunque los ácaros de pequeño tamaño son muy abundantes en los rellenos de semillas y guano de guácharos, fueron colectadas por métodos directos 5 especies distintas de ácaros milimétricos de los siguientes subórdenes: Cryptostigmata (dos especies de forma discoidal con pigmentación rojiza y marrón-rojiza, y una piriforme, blanca); Prostigmata, psb. Trombidiidae (una especie depigmentada y elongada); Mesostigmata, psb. Digamasellidae (una especie de cuerpo cilíndrico y coloración amarilla). Todas ellas carecen de ojos, pero este carácter, muy común en ácaros edáficos, no puede considerarse troglomorfo. Tres de ellas son pigmentadas, una blanca, y una completamente depigmentada y de tegumentos translúcidos. Esta última, de forma elongada y armada de fuerte trompa, pudiera constituir una forma depredadora catalogable como troglomorfa. Esperamos a ver de modo comparado las descripciones de formas troglobias de este grupo para pronunciarnos sobre este aspecto. De momento, consideramos a los 5 taxa troglófilos.

Diplopoda. (3; s 33). Fueron halladas tres especies troglófilas de diplópodos Ophistospermomorpha de la familia Rhinocricidae. Una especie de color marrón y pequeña talla (12 mm), otra de tonos rosados a marrón-rojizo más grande (1-4 cm), y una tercera de color rojizo oscuro y talla grande (de hasta 14 cm). Las tres poseen ojos bien desarrollados, pero el número de ocelos varía según se trate de juveniles o adultos. Son frecuentes en los rellenos de semillas, madera y sedimentos con restos vegetales. La especie robusta es escasa, mientras que la de menor talla acude en gran número (junto con colémbolos) a los cebos colocados sobre sustrato estalagmítico desprovisto de guano, por lo que debe ser abundante en biotopos crípticos en toda la cavidad.

Chilopoda. (2; s 35). Fue hallada una especie de ciempiés Scutigermomorpha, probablemente de la familia Scutigeridae, que se desplaza velozmente sobre las paredes rocosas, a lo largo de la toda la cavidad. Parece tratarse de una única especie troglófila, depredadora de otros pequeños invertebrados. De mayor interés resultó el hallazgo de una segunda especie, de la familia Scolopendridae (del orden Scolopendromorpha), sin duda alguna troglobia. Aunque fueron observados varios ejemplares, sólo se logró colectar un ejemplar, en una playita del río con restos de semillas de guácharos y plántulas germinadas. Alcanza 2,5 cm de talla, es bastante estilizado, no posee ojos ni vestigios de ellos, y resulta poco pigmentado (coloración ámbar quitinoide). Con la debida cautela adelantamos la impresión de que se trata de una nueva especie para la Ciencia, primer representante troglobio de este grupo para la fauna de Venezuela.

Thysanura. (1; 36). Fue hallada una nueva especie de Zygentoma, Nicoletiidae, psb. perteneciente al género *Cubacubana*, descrito de la isla de Cuba, y muy afín a la especie troglobia *Cubacubana speleae* Galán, 2001 (Nicoletiinae), de la Toca de Boa Vista (la mayor cavidad de Sudamérica, de 102 km de desarrollo, situada en el estado de Bahía, en el centro de Brasil), y/o a otras especies troglobias de la isla de Cuba (*C. negreai*, *C. decui*). La especie es altamente troglomorfa, de 7-10 mm de talla, estilizada, depigmentada y anoftalma. Habita en suelos con restos de madera y cáscaras de frutos traídos por los guácharos, siendo abundante en la cavidad. Este hallazgo constituye también la primera forma troglobia de Thysanura reportada para Venezuela.

Collembola. (3; s 39). Se colectaron dos especies troglófilas de colémbolos: una de 0,5 mm de talla, depigmentada pero con ojos, perteneciente a la familia Isotomidae; y otra de talla similar, con ojos negros, de la familia Poduridae. Fue hallada una tercera especie, troglobia, de 2-3 mm de talla, depigmentada, carente de ojos, estilizada y con furca larga; esta última pertenece al suborden Entomobryomorpha, y posiblemente a la familia Entomobryidae. Ello suma un nuevo taxón troglobio a la fauna de la cueva. Las tres especies son abundantes en la cavidad. Las dos últimas acuden a los cebos colocados en zona no-guanífera.

Blattaria. (2; s 41). En la cavidad habitan dos especies troglófilas de Blattodea, de la familia Blaberidae. Se encuentran dispersas en toda la cueva y no son abundantes en los depósitos de semillas y guano de guácharos. Una es de pequeña talla (2 cm), rechoncha y de color oscuro; y la otra, de la que se encuentran ejemplares de todas las edades, llega a alcanzar 5 cm de talla. Ambas son detritívoros que aprovechan restos vegetales y detritos diversos. Es oportuno señalar que en otras cavidades del karst de Mata de Mango son muy abundantes los Blattodea, tal vez debido a que se trata de simas y cuevas-sumidero, de grandes bocas, por las que ingresa mucha materia vegetal, procedente de la selva exterior, lo que no ocurre en la apartada Galería de la Ermita en Cueva Grande, salvo por los aportes de semillas debidos a la colonia de guácharos. También puede influir en ello el alto número de depredadores que habita en dicha galería. En todo caso, este grupo es comparativamente escaso en esta cavidad.

Orthoptera. (1; s 42). Es abundante en la cavidad una especie troglófila de Gryllidae, oculada y pigmentada, de antenas muy largas y 3-4 cm de talla (hasta 6 cm en los ejemplares adultos más grandes). La especie se encuentra tanto en zona guanífera como en biotopos ricos en materia orgánica en toda la cueva. Es un detritívoro voraz que acude a los cebos con prontitud. Su alto número (incluyendo juveniles, muy numerosos) sirve de soporte trófico a otras especies depredadoras.

Hemiptera. (1; s 43). Fue hallada una especie de chipo: *Panstrongylus geniculatus* (familia Reduviidae, subfamilia Triatominae). La misma, de hábitos hematófagos, es un frecuente transmisor del mal de Chagas, tomando sangre de mamíferos y aves. No sabemos si en la cavidad se alimenta de sangre de roedores, quirópteros, o guácharos. Se colectaron numerosos ejemplares de chipos con el objeto de estudiar si portan flagelados del género *Trypanosoma* causantes de la enfermedad (estudio en proceso). Recientemente (Veit & Barreto, 2008) detectaron la infección por *Trypanosoma lewisi* en el roedor nativo *Proechimys trinitatis*, de la Cueva del Guácharo, y en la especie exótica *Rattus rattus*, que ha invadido dicha cueva en los últimos 4 años y que



Suelo de la Galería de la Ermita, con rellenos de semillas y un ratón *Proechimys* sobre una pared.



(1) Depósitos de semillas y “guano” de guácharos, de condición relativamente seca. El ancho de la imagen es de 17 cm. Nótese las perforaciones por actividad biológica y los crecimientos de hongos. (2) Numerosos isópodos de 4-5 mm de talla deambulan entre las semillas (también se observan en 1). (3) Un pequeño coleóptero e isópodos. (4) Detalle de un coleóptero de mayor talla. (5) Detalle de un isópodo ocultándose en el relleno, entre las fibras de las semillas.

puede haber transmitido el hemoparásito a través de pulgas. Dicha invasión de *R. rattus* ha provocado la declinación de la otrora abundante especie de roedor nativo *Heteromys anomalus* (ratón mochilero) y está siendo actualmente objeto de estudio y control. La presencia del chipo *P. geniculatus* en Cueva Grande plantea así nuevos interrogantes sobre problemas ecológicos y sanitarios. Llama nuestra atención que esta especie epígea, con ojos normales y pigmentada (no-trogloforma), es capaz de desenvolverse en oscuridad total, alcanzando galerías en el ambiente profundo, donde localiza a sus presas, por lo que debe contar con mecanismos de orientación (olfativos y quimiorreceptores) muy desarrollados.

Hymenoptera. (5; s 48). Fueron hallados cinco especies troglófilas de himenópteros. Tres de ellas son pequeñas avispitas del grupo Parasitoides y las otras dos corresponden a hormigas de la familia Formicidae. Las primeras pertenecen a las familias Scelionidae (2 spp.) y Braconidae (1 sp.); son avispitas de pequeña talla (1-1,5 cm) y largo apéndice caudal, comunes a todo lo largo de la cueva, sobre muy diversos sustratos. Una de ellas (Scelionidae) fue observada parasitando sacos de huevos de arácnidos. Dos especies distintas, de hormigas Formicidae, de color marrón-rojizo, son relativamente abundantes entre los restos vegetales de los depósitos de guano de guácharos. Aunque parecen completar su ciclo de vida en la cueva, es probable que mantengan comunicación con poblaciones de superficie de las respectivas especies.

Diptera. (9; s 57). Hemos separado 9 especies de 6 familias distintas de dípteros troglófilos (Tipulidae 2 spp., Chironomidae 2 spp., Stratiomyidae, Psychodidae, Psillidae, Ceratopogonidae 2 spp.). Incluyen pequeños mosquitos, muy diversos, pequeñas moscas de las frutas, y formas afines a los tábanos, todos ellos muy abundantes en torno al guano de guácharos y a lo largo de la galería del río (particularmente Chironomidae); algunas especies alcanzan la zona más profunda de la cavidad (sifón inicial). En su mayoría parecen alimentarse de restos orgánicos y micelios de hongos que crecen sobre depósitos de crecida con restos vegetales y semillas.

Lepidoptera. (2; s 59). Dos especies troglófilas de pequeñas polillas (Microlepidoptera) son abundantes en torno a depósitos de guano húmedo de guácharos. Tanto estas como pequeños dípteros alzan el vuelo formando nubes en torno a las luces de los espeleólogos y son abundantes particularmente en el sector inicial del río.

Coleoptera. (7; s 66). Han sido halladas 7 especies de pequeños coleópteros troglófilos, oculados y pigmentados, de las familias: Histeridae, Nitidulidae (2 spp.), Biphylidae, Carabidae, Endomychidae, y Elateridae. Los ejemplares fueron colectados entre guijarros y sedimentos finos de los bancos del río, y en la periferia de los depósitos de guano de guácharos, donde parecen estar representadas muchas otras especies de pequeños coleópteros.

Pisces. (2; s 68). Han sido colectadas u observadas dos especies de peces de la familia Trichomycteridae pertenecientes al género *Trichomycterus*. Una especie troglófila (*Trichomycterus* sp. 1) abundante a todo lo largo del río. Y una especie troglobia, depigmentada y sin ojos, del mismo género (*Trichomycterus* sp. 2) de la cual fueron observados escasos ejemplares en sectores localizados del río, de aguas profundas. Ambas parecen mostrar considerables diferencias con las especies más cercanas de este género de la Cueva y quebrada del Guácharo: posición muy posterior de las aletas dorsales, ventrales y anales (p.ej. la distancia entre el arranque de la aleta dorsal y el extremo cefálico es el 60% de la longitud total versus 52-54% en los ejemplares de la Cueva del Guácharo ó CGu); gran desarrollo de las barbas nasales y rictales (más largas y gruesas que en CGu); el primer rayo pectoral no prolongado en filamento (sí en CGu, en todos los ejemplares). Por ello se presume que debe tratarse de especies distintas, nuevas para la Ciencia. Previamente sólo habían sido reportados del karst de Mata de Mango ejemplares troglomorfos de una indescrita especie de *Trichomycterus* en la Sima del Naranjo, pero no en otras cavidades de este karst. Se espera realizar un estudio más detallado de este grupo de peces, que incluye formas epígeas, hipógeas y troglobias, a fin de aclarar mediante técnicas moleculares su parentesco genético y posición taxonómica.

Amphibia. (1; s 69). Durante la salida fue colectada una ranita troglóxena Centrolenidae, de pequeña talla y coloración clara (casi blanca) en la proximidad de la boca. Esta zona, con varias claraboyas, es iluminada o en penumbra, y hasta ella acuden anfibios presentes en la quebrada exterior.

Reptilia. (2; s 71). El hallazgo de reptiles es accidental y se trata de troglóxenos que frecuentan la zona de entrada. En la boca de Cueva Clara colectamos un lagarto *Gonatodes* sp. (Gekkonidae) que también fue observado en Cueva Grande. En las bocas de cuevas del karst de Mata de Mango ha sido común el hallazgo de grandes ejemplares de serpientes venenosas, del género *Bothrops* (mapanares: *Bothrops atrox*, *B. venezuelensis*) y *Lachesis muta* (cuaima piña, mortífera especie que llega a alcanzar 3,5 m de longitud), particularmente en bocas que son sumideros de quebradas temporales. De Cueva Grande fue reportada en otras salidas la presencia de una especie de *Bothrops*, en el sector de entrada, bajo la claraboya próxima a la boca de acceso, desde donde podría acceder a unos salones secos, sobre el curso del río, en los que habitan guácharos y roedores.

Aves. (1; s 72). En la cavidad habita una gran colonia de guácharos *Steatornis caripensis* (Caprimulgiformes: Steatornithidae), cuya población total ha sido estimada en 5.000 ejemplares como promedio (en algunas épocas hasta 8.000 ejemplares adultos), los cuales habitan en la Galería de las Claraboyas, a lo largo de la primera parte de la galería del río y en las Galerías de la Ermita (gran galería lateral, inactiva, de 560 m) y del Cachicamo. En total los guácharos frecuentan 1,7 km de galerías, siendo notables los rellenos de semillas (más de 2 m de espesor) en la galería de La Ermita. Para el momento de la salida (Marzo) no había comenzado la época de cría (que en la región ocurre preferentemente en Mayo) y los nidos observados no contenían pichones. Cabe señalar que la colonia de guácharos aporta, como en otras cuevas, importantes cantidades de frutos, cáscaras de los mismos y semillas. En las galerías secas éstas se acumulan generando ingentes rellenos de guano y semillas más o menos seco, mientras que en la Galería del Río los depósitos son lavados por las crecidas y sólo se conservan pequeños volúmenes en repisas de las paredes y playas del río, conteniendo generalmente guano húmedo con semillas germinadas y plántulas depigmentadas. En



Un ejemplar del roedor *Proechimys guirae* y colectando quirópteros con malla de neblina. Sector final de la Galería de la Ermita.



Un escorpión *Tityus monaguensis* en el momento de capturar un ortóptero *Gryllidae*. En el suelo, relleno de semillas.
Abajo izquierda: grandes frinos Amblypygi de la familia Charontidae (géneros *Phrynus* y *Heterophrynus*).
Derecha: capturando un ejemplar de escorpión.

ambos casos estos rellenos soportan una abundante y diversa representación de invertebrados y roedores, predominantemente detritívoros y fitófagos, pero que también incluye a numerosos invertebrados predadores, sobre todo arácnidos (amblypygios, escorpiones, pseudoescorpiones, araneidos, opiliones, ácaros) y quilópodos. En adición, el alto contenido orgánico del guano fertiliza las aguas del río subterráneo, aportando nutrientes a la comunidad de peces e invertebrados acuáticos.

Mammalia. (5; s 77). En la cavidad habitan 3 especies de quirópteros y 2 de roedores. De los primeros fueron colectados con malla de neblina en el interior de la cueva ejemplares de: una colonia de la especie insectívora *Pteronotus parnelli* (Gray, 1843) (Mormoopidae), estimada en un total de 500 ejemplares; otra colonia de *Lonchorina aurita* Tomes, 1863 (Phyllostomidae), estimada en 20 ejemplares, especie esta de hábitos alimentarios omnívoros (se alimenta de insectos, invertebrados y algunas frutas); y una tercera, observada en vuelo pero no colectada, de otra especie de Phyllostomidae de talla grande, psb. *Artibeus sp.*, de unos 20 ejemplares (especie básicamente frugívora, pero que también es parcialmente carnívora e insectívora, alimentándose de pequeños vertebrados y algunos insectos de talla grande). Los quirópteros citados fueron encontrados en la Galería de La Ermita (observándose en la Galería del Cachicamo un segundo grupo de *P. parnelli* y algunos ejemplares en vuelo no identificados en la Galería de las Claraboyas), pero la gran altura que alcanzan otras galerías y salones de la cueva, incluso cerca de su boca, no permite discriminar si existen otras especies adicionales en la cueva.

Los roedores comprenden: una abundante población de ratas casiraguas o curareques *Proechimys guirae* Thomas, 1901 (familia Echimyidae), según Patton (1987), que incluye esta especie en el grupo *trinitatus* del género *Proechimys* (otros autores citan la especie como *Proechimys trinitatis*; ver p.ej. Linares, 1998). La especie está distribuida por toda la cueva; estos ratones o ratas, de talla grande, color dorsal marrón-rojizo y vientre blanco, corren o se desplazan a saltos al estilo de las ratas-canguro, pudiendo recorrer trechos de paredes verticales. Otra población menor corresponde a *Orizomys capito* (Olfers, 1818) (familia Muridae), ratón de monte gris de menor talla (capturado con trampas Sherman), de abundancia incierta, ya que sólo fueron observados los ejemplares capturados. Adicionalmente, fueron colectados un esqueleto completo y otros restos óseos de roedores, todos ellos correspondientes a *Proechimys guirae*. Existe por último un dato incierto de la observación en salidas anteriores de ejemplares de una tercera especie: el ratón mochilero *Heteromys anomalus* (familia Heteromyidae); pero el hecho de no haber sido observado en esta salida, ni capturado con trampas, nos inclina a descartar su presencia actual en la cueva.

Resumen 1. El total de macrofauna correspondiente a capturas directas suma 77 taxa (66 invertebrados y 11 vertebrados). Consideramos troglógenos a los anfibios, reptiles, guácharos y quirópteros, mientras que las restantes especies son capaces de completar su ciclo vital en la cueva, y al menos 8 taxa son troglobios: 2 especies de Pseudoscorpiones, 1 Schizomida, 1 Isopoda, 1 Chilopoda Scolopendridae, 1 Thysanura Nicoletiidae, 1 Collembola Entomobryidae, 1 pez Trichomycteridae.

INVENTARIO DE MACRO Y MEIOFAUNA DE LOS DEPOSITOS DE SEMILLAS Y GUANO DE GUACHAROS

En la Galería de la Ermita fueron tomadas 5 muestras volumétricas (de 0,0625 m² de superficie y 10 cm de profundidad) de los depósitos de restos de frutos y semillas aportados por los guácharos. Por debajo de los 10 cm de profundidad los materiales orgánicos están muy degradados y desprovistos prácticamente de macrofauna. El material colectado fue revisado en laboratorio, primero manualmente (para apartar los ejemplares de mayor talla) y luego las muestras fueron procesadas mediante el método de embudos de Berlesse. No obstante, por el tiempo transcurrido y lejanía de la cueva, gran parte de los ejemplares llegaron muertos, dificultando mucho su reconocimiento y separación (es probable que se haya perdido información sobre el n^o total de ejemplares y especies cuya forma o color fuera poco discernible entre las partículas de guano). La fauna extraída fue objeto de conteo numérico y separación taxonómica suplementaria. Presentamos a continuación los resultados para el conjunto de fauna así obtenida, ordenada por grupos taxonómicos e incluyendo algunos comentarios ecológicos.

Mollusca. (2; s 2). Fueron halladas 2 especies troglófilas de Gastropoda, una de ellas ya reportada para capturas directas, la otra es distinta pero de la misma familia, cf. Subulimidae.

Isopoda. (2; s 4). Dos especies troglófilas, ya reportadas. Su abundancia numérica en las muestras es considerable (promedio de 40,4 ejemplares por muestra ó 646 ejemplares por m²). Es probable que muchos ejemplares juveniles muertos, particularmente los de la especie gris oscuro, pasaran desapercibidos, por lo que su número real en el guano debe ser considerablemente mayor. De hecho, en la cueva, en algunos puntos era posible observar concentraciones de más de mil de ejemplares por m².

Acarí. (20; s 24). Se hallaron 20 morfoespecies, distintas a las 5 halladas previamente en otros biotopos. Pertenecen a los subórdenes y posibles familias siguientes: Cryptostigmata (Tegoribatidae, Archipteriidae, Oropodidae, Licaridae, Ctenacaridae) y Mesostigmata (Schizoginidae, Digamasellidae, Macrochelidae, Uropodidae). En menor proporción hay ejemplares de Prostigmata (Bdellidae, Thrombidiidae, Pymotidae) y muy escasos Astigmata (Acaridae). Su determinación definitiva requiere confirmación por especialistas en ácaros. En conjunto hay formas fitófagas, detritívoras, saprófagas, fungívoras y zoófagas (predadoras tanto de otros ácaros como de pequeños insectos), de grupos semejantes a los presentes en el medio hemiedáfico (hojarasca y suelo del bosque). El número de ejemplares en las muestras es considerable, habiéndose hallado 291 y 195 ejemplares en las dos muestras más numerosas en ácaros (promedio de 131 ejemplares por muestra ó 2.093 ejemplares por m²).

Pseudoscorpiones. (2; s 26). Fueron halladas las dos especies troglobias ya reportadas de Chthoniidae y Cheiridiidae. La especie troglobia de menor talla (de Chthoniidae) llega a ser numerosa en algunas muestras (28 ejemplares en una de ellas). En promedio, los Pseudoscorpiones troglobios alcanzan en el guano una densidad de 96 ejemplares por m². Tratándose de especies



Detalles de un escorpión *Tityus monaguensis* (Buthidae). (1) Vista dorsal de: prosoma y mesosoma, queliceros y pedipalpos. Detalles de: (2) pedipalpo, (3) peines y opérculo genital, (4) segmentos del postabdómen o metasoma, y (5) telson con aguijón. En (1) hacia el centro del escudo prosómico, sobre una protuberancia, se encuentran dos ojos grandes orientados hacia los lados, y en los bordes laterales anteriores (flechas blancas) dos grupos de ocelos. Los peines (en la imagen 3) son unas estructuras exclusivas de este grupo animal; de función táctil y sensorial, intervienen también en la expulsión del espermatóforo por el macho. En el interior del telson (5) se localizan las glándulas de veneno, estando los poros de salida no en el extremo, sino en posición lateral, uno a cada lado, cerca de la punta del aguijón.



Algunos ejemplos de fauna cavernícola de Cueva Grande. Especies troglófilas: (1) Escorpión *Tityus monaguensis* (Buthidae). (2) Pez Trichomycteridae *Trichomycterus* sp. (3) Amblypygio *Phrynus* sp. (5) Amblypio *Heterophrynus* sp. (8) Opilión Gonyleptidae. Especies troglóbias: (4) Pseudoescorpión Cheiridiidae. (6) Chilopoda Scolopendridae. (7) Thysanura Nicoletiidae *Cubacubana* sp. Las tres especies troglóbias y el pez *Trichomycterus* son, con toda probabilidad, especies nuevas para la Ciencia.

predadoras de pequeños artrópodos (como colémbolos, pequeños coleópteros, etc.), puede comprenderse que la abundancia numérica de especies pequeñas, juveniles y formas larvianas en el guano de guácharos es muy considerable.

Diplopoda. (1; s 27). Una sola especie troglófila ya reportada, de Rhinocricidae.

Collembola. (2; s 29). Dos especies troglófilas, la ya reportada como Isotomidae, y una especie no reportada de Poduridae, pigmentada y con ojos; esta última es más abundante y acude a los cebos en alto número. Su número en las muestras, con toda probabilidad, está subvalorado, ya que los colémbolos diminutos de cuerpo blando, una vez muertos, resultan difíciles de detectar.

Dermaptera. (1; s 30). Una especie troglófila no reportada antes de la familia Labiduriidae. En bajo número.

Psocoptera. (1; s 31). Una especie troglófila no reportada antes de la familia Liposcelidae. También en números bajos.

Coleoptera. (5; s 36). Fueron halladas 4 especies de coleópteros: Elateridae, Carabidae sp.2, Hybosoridae (Anaidinae) psb. *Anaides sp.*, representantes de otra familia no identificada (familia 3) y diversas larvas indeterminadas. Excepto la especie de Elateridae ya reportada antes, los 3 taxa restantes no han sido hallados en capturas directas. La diversidad y densidad de pequeños coleópteros no resulta muy elevada (1.120 ejemplares por m², incluyendo larvas). Probablemente se trate de otro grupo infravalorado en las muestras, por las razones antes expuestas.

Resumen 2. Han sido hallados en los depósitos de semillas y guano de guácharos un total de 36 taxa distintos. Los Isopoda, Pseudoscorpiones, Diplopoda, una especie de Collembola Isotomidae, una especie de Gastropoda Subulimidae y algunos Coleoptera (incluyendo larvas indeterminadas), ya han sido reportados para capturas directas (en total 9 taxa). Pero se agregan 27 taxa adicionales (que constituyen nuevos reportes para la cueva), en los siguientes grupos: 1 especie de Gastropoda, 1 especie de Psocoptera, 1 de Dermaptera, 1 especie de Collembola Poduridae, 3 especies de Coleoptera (Carabidae sp.2, Hybosoridae, familia 3 ind.), y 20 especies de ácaros (distintos a los 5 ya citados para capturas directas). Destaca la alta representación numérica de ácaros, isópodos, coleópteros y también de pseudoescorpiones troglobios. Estos datos elevan el número de taxa para la cueva a 104 especies (77 de capturas directas + 27 adicionales de las muestras de guano), 8 de las cuales son troglobios. Del total, 93 especies son invertebrados y 11 vertebrados. Una diversidad, por consiguiente, elevada para cuevas del Neotrópico.

BIOMASA Y ABUNDANCIA NUMERICA

Las especies que viven en el ecosistema de Cueva Grande están desigualmente representadas. Su peso relativo en el balance global de biomasa es también muy variable. Para su estudio se empleó una metodología ya utilizada con éxito en un trabajo previo efectuado en la Cueva de Los Laureles, Sierra de Perijá (Galán et al, 2008). Sintéticamente diremos que se ha utilizado un sistema de observación y muestreo estratificado (Chapman, 1954), cubriendo los diferentes biotopos de la cueva. En cada uno de ellos se seleccionaron áreas menores de conteo por cuadrículas (con varias réplicas) del número de individuos de las distintas especies y grupos taxonómicos. Las observaciones y conteos fueron realizados de modo independiente por cuatro biólogos y los datos fueron contrastados entre los integrantes del equipo, con valores medios tanto en exactitud como en grado de precisión (Yates, 1963; Calabuig, 2004). Los principales datos sobre áreas muestreadas han sido expuestos en la Tabla 1.

Los resultados obtenidos son presentados de modo sintético en la Tabla 2, sobre la cual hacemos las siguientes precisiones. Los datos de censo y conteos por área, para las distintas especies o grupos de especies, han sido ponderados hasta obtener valores medios en número de individuos por m² de sustrato utilizado (Tabla 2, columna 3). Las superficies de sustrato utilizado por especie han sido obtenidas por combinación de datos de campo con datos planimétricos (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). El peso fresco por taxón corresponde a ejemplares colectados preservados en alcohol, pesados en laboratorio con balanza de precisión, siempre sobre la base de un número representativo de muestras (columna 6) y tras evaporación del exceso de alcohol. 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. La biomasa parcial por especie (o grupo de especies, cuando no es posible discriminarlas en campo) es dada en la columna 7, con subtotales de biomasa por grupo taxonómico (en columna 8) y un valor global de la biomasa para el conjunto de la cavidad (última fila, celdilla 8). Se excluyen los anfibios y reptiles (3 spp) de ocurrencia accidental, por lo que la Tabla 2 incluye 101 taxa del total de 104 reportados para la cueva. Los datos representan un resumen sólo de la macrofauna visible a simple vista (de vertebrados e invertebrados) colectada por métodos directos o separada mediante cenosis de muestras de guano y semillas.

La mayor fuente de imprecisión 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. Los efectivos de una especie en una cueva o sistema kárstico pueden 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). Las especies cavernícolas suelen localizarse en biotopos determinados, presentando distribuciones inhomogéneas, en agregados (Margalef, 1972; Howarth, 1983), condicionadas 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 predadores. A ello se suma que la mayoría de las especies realiza desplazamientos exploratorios en busca de recursos tróficos o requerimientos ecológicos de otros tipos. Los datos de la Tabla 2 representan así una estima mínima de la biomasa y abundancia numérica de la macrofauna observable en la cueva durante la campaña de muestreo.



1



2



3



4



5



6



7

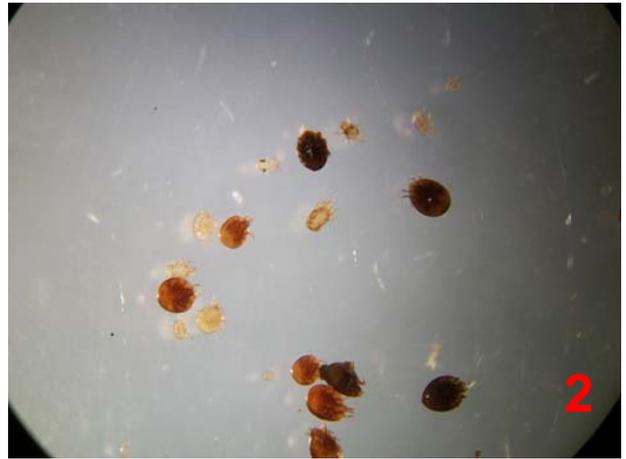


8

Fotografías al microscopio binocular de algunos ejemplares de fauna cavernícola de Cueva Grande. Especies troglóbias: (1) Isópodo Trichoniscidae. (2) Pseudoescorpión Chthoniidae. (3) Pseudoescorpión Cheiridiidae. (4) Schizomida Schizomidae. Especies troglófilas: (5) Opilión *Vimula albiornata caripensis* (Agoristenidae). (6) Milpiés Rhinocricidae. (7) y (8) Araneidos de talla grande, familia indeterminada.



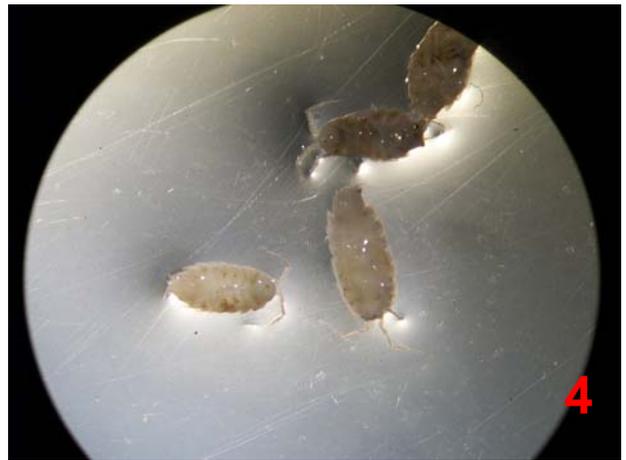
1



2



3



4



5



6



7



8

Detalles de macro y meiofauna cavernícola de la Cueva Grande. (1) y (2) Varias especies de ácaros del guano, de 0,1-0,6 mm de talla. (3) Hymenoptera Scelionidae. (4) Isópodos troglóbios. (5) y (6) Ninfas del redúvido triatomino *Pastronygylus geniculatus*. (7) Blattodeos Blaberidae. (8) Diplópodos oculados Rhinocricidae.

Tabla 2. Biomasa y abundancia numérica de la Cueva Grande para los distintos taxa. Las áreas son expresadas en m². El peso medio individual, biomasa parcial de la especie, biomasas 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. Los asteriscos** indican fauna colectada en las muestras de semillas y guano de guácharos. En la columna 2, cuando se trata de varias especies se indica su número entre paréntesis y el nº de taxa adicionales (= new) a los reportados para capturas directas. La Sigla representa el nº acumulado de taxa (en total = 101 especies).

Sigla	Grupo	Taxón	nº/m ²	m ² /total	nº/total	Peso ind / g	Biomasa Parcial	Biomasa Subtotal
1	Chiroptera	<i>Pteronotus parnellii</i>			500	24	12.000	
2	Chiroptera	<i>Lonchorhina aurita</i>			20	18	360	
3	Chiroptera	<i>Artibeus sp.</i>			20	41	820	13.180
4	Rodentia	<i>Proechimys guariaae</i>	0,12	18.280	2.200	352	774.400	
5	Rodentia	<i>Orizomys capito</i>			200	59	11.800	786.200
6	Aves	<i>Steatornis caripensis</i>			5.000	420	2.100.000	2.100.000
7	Peces	<i>Trichomycterus sp 1</i> (troglófilo)			3.600	14	50.400	
8	Peces	<i>Trichomycterus sp 2</i> (troglóbio)			1.800	12	21.600	72.000
9-15	Coleoptera	Capturas directas (7 spp)	70	7.859	550.130	0,0064	3.521	
14-18	Coleoptera	Fauna guano (5 spp / 3 new)**	1.120	9.563	10.710.560	0,005	53.553	57.074
19-20	Lepidoptera	Microlepidoptera (2 spp)	4	22.297	89.188	0,004	356	356
21-26	Diptera	Pequeños (6 spp)	12	22.297	267.564	0,002	535	
27-29	Diptera	Grandes (Striatom, Tipul:3 spp)	2	22.297	44.594	0,091	4.058	4.593
30-32	Hymenoptera	Scelionidae, Braconidae (3 spp)	1	20.315	20.315	0,0035	71	
33-34	Hymenoptera	Formicidae (2 spp)	0,5	7.684	3.842	0,0029	11	82
35	Psocoptera	Liposcelidae (1 new)**	80	9.563	765.040	0,0012	918	918
36	Hemiptera	<i>Pastronylus geniculatus</i>	0,033	16.194	534	0,203	108	108
37	Orthoptera	Gryllidae	0,834	31.224	26.040	0,48	12.500	12.500
38-39	Blattodea	Blaberidae (2 spp)	1,28	17.286	22.126	0,031	686	686
40	Dermaptera	Labiduriidae (1 new)**	19	9.563	18.170	0,006	109	109
41-43	Collembola	Capturas directas (3 spp)	100	10.598	1.059.800	0,009	9.538	
43-44	Collembola	Fauna guano (2 spp / 1 new)**	61	9.563	583.343	0,002	1.167	10.705
45	Thysanura	Nicoletiidae. <i>Cubacubana sp.</i>	4	12.640	50.560	0,0075	380	380
46-47	Chilopoda	Scolopendr., Scutigera, (2 spp)	0,14	31.224	4.370	0,02	87	87
48-50	Diplopoda	Rhinocricidae (3 spp)	15,78	15.469	244.060	1,18	287.190	
50	Diplopoda	Rhinocricidae (1 spp)**	26	9.563	248.636	0,88	218.800	506.790
51-55	Acari	Capturas directas (5 spp)	8	7.049	56.392	0,042	2.368	
56-75	Acari	Fauna guano (20 spp: 20 new)**	2.093	9.563	20.015.359	0,0021	42.032	44.400
76	Opiliones	<i>Vimula albionata caripensis</i>	4,8	19.661	94.467	0,027	2.551	
77	Opiliones	Gonyleptidae	0,2	19.661	3.932	0,16	629	3.180
78	Araneae	Dipluridae	0,15	19.562	2.934	0,43	1.262	
79-84	Araneae	Oonop., Therid., Scytod. (6 spp)	12,5	19.562	244.525	0,019	4.646	5.908
85-86	Amblypygi	<i>Phrynus, Heterophrynus</i> (2 spp)	0,422	13.802	5.824	2,2	12.812	12.812
87	Schizomida	Schizomidae	0,7	2.860	2.002	0,007	14	14
88-89	Pseudoscorp.	Cheiridiidae, Chthoniid (2 spp)	0,1	2.198	2.200	0,025	55	
88-89	Pseudoscorp.	Fauna guano (2 spp)**	96	9.563	918.048	0,0038	3.489	3.544
90	Scorpiones	<i>Tityus monaguensis</i>	0,08	29.155	2.332	4,374	10.200	10.200
91-92	Decapoda	<i>Pseudothelph, Microthel.</i> (2 spp)	0,023	18.290	420	30,69	12.890	12.890
93-95	Isopoda	Trichon., Porcel, Onisc. (3 spp).	42	21.661	909.762	0,012	10.918	
94-95	Isopoda	Fauna guano (2 spp)**	646	9.563	6.178.000	0,024	148.272	159.190
96-98	Mollusca	Subulimidae (3 spp)	2	7.859	15.718	0,0022	346	
98-99	Mollusca**	Fauna guano (2 spp / 1 new)**	26	9.563	248.638	0,0022	5.470	5.816
100-1	Oligochaeta	Enchytraeidae (2 spp)	1,2	5.859	7.030	0,04	280	280
		TOTAL Biomasa:			43.429.795			3.824.002

Sintéticamente puede decirse que la biomasa total asciende a 3.824 kg. El número total de individuos de las poblaciones cavernícolas es del orden de 43,4 millones de individuos (suma de 43.429.795 individuos para 101 especies). De inmediato 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 (hay 20 millones de ácaros, 11 millones de pequeños coleópteros, 7 millones de isópodos, 1 millón de colémbolos), tienen en conjunto un peso relativo pequeño. Mientras que los vertebrados, mucho 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 3, otra agrupación de los datos, incluyendo porcentajes, de los principales grupos taxonómicos.

Tabla 3. 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	540	13.180	0,34		
Roedores	2	2.400	786.200	20,56		
Aves	1	5.000	2.100.000	54,92	Vertebrados	
Peces	2	5.400	72.000	1,88	2.971.380	77,70%
Coleoptera	10	11.260.690	57.074	1,49		
Orthoptera	1	26.040	12.500	0,33		
Collembola	4	1.643.143	10.705	0,28		
Insectos (restantes grupos)	17	1.281.933	7.232			
Chilopoda y Diplopoda	5	497.066	506.790	13,26		
Acari	25	20.071.751	44.400	1,16		
Amblypygi	2	5.824	12.812	0,34		
Scorpiones	1	2.332	10.200	0,27		
Arachnida (restantes grupos)	17	1.268.108	1.982			
Decapoda	2	420	12.890	0,34	Invertebrados	
Isopoda	3	7.087.762	159.190	4,16	852.622	22,30%
Mollusca y Oligochaeta	6	271.386	6.096	0,16		
TOTAL Biomasa:	101	43.429.795		99,76%	3.824.002	100%

En número de individuos los grupos mejor representados son los ácaros (20 millones de individuos, de 25 especies, aunque su peso sólo representa el 1,16% de la biomasa total), seguidos por los pequeños coleópteros y sus larvas (11 millones de individuos, de 10 especies distintas, con 1,49% de la biomasa total), isópodos (7 millones, de 3 especies, con el 4,16% de la biomasa) y colémbolos (1,6 millones, de 4 especies, que representan el 0,28% de la biomasa). En conjunto los cuatro grupos más numerosos comprenden 40 millones de individuos (el 92,2% de la abundancia numérica, pero sólo el 7,06% de la biomasa).

Globalmente los arácnidos comprenden 21,35 millones de individuos (20,07 millones de ácaros y 1,28 millones de los restantes grupos). Los insectos suman 14,21 millones de individuos. Los crustáceos 7,08 millones. Diplópodos y quilópodos, medio millón. Invertebrados no-artrópodos (moluscos y oligoquetos) 271 mil. Por último, los vertebrados, con 13 mil, sólo representan el 0,03% en número de ejemplares. En fin, el lector puede hacer sus propios cálculos sobre los datos de las tablas para alcanzar conclusiones o combinaciones suplementarias.

Pero si ahora nos referimos a qué representan los distintos grupos y especies en función de su biomasa respectiva, el espectro faunístico cambia radicalmente. El 77,7% de la biomasa (2.971 kg) es debida a poblaciones de vertebrados, particularmente guácharos y roedores troglófilos. El 22,3% restante (852 kg) corresponde a invertebrados, jugando un papel dominante por su biomasa los Diplopoda, Crustacea Isopoda y Coleoptera. En orden decreciente, los grupos con mayor peso son: guácharos (55% = 2.100 kg), roedores (20,6% = 786 kg), diplópodos (13,25% = 506 kg), crustáceos Isopoda (4,16% = 159 kg), peces (1,88% = 72 kg). Estos 5 grupos representan en peso el 94,8% de la comunidad cavernícola, mientras que el conjunto de los restantes grupos zoológicos supone el 5,2% del total. Entre estos últimos, en proporciones más bajas, se encuentran Coleoptera, Acari, Chiroptera, Decapoda, Amblypygi, Orthoptera, Collembola, Scorpiones, y Araneae. Otros grupos abundantes en número de individuos incluyen a Pseudoscorpiones, Psocoptera, Diplopoda, Diptera, Mollusca, Opiliones, Lepidoptera y Thysanura. Probablemente los Isopoda (con sólo 3 especies, una de ellas troglobia) son el grupo que mejor conjuga el tener a la vez una población muy numerosa y una biomasa relativamente alta (7 millones de individuos, con 159 kg ó el 4,16% en peso). En la Tabla 4 se presenta la abundancia de los distintos grupos en orden decreciente, por número de individuos y biomasa.

Tabla 4. 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	%	% Acumul	Grupo	Biomasa	%	% Acumul
Acari	20.071.751	46,217	46,217	Aves	2.100.000	54,916	54,916
Coleoptera	11.260.690	25,928	72,145	Roedores	786.200	20,560	75,476
Isopoda	7.087.762	16,320	88,465	Diplopoda	506.790	13,253	88,729
Collembola	1.643.143	3,783	92,248	Isopoda	159.190	4,163	92,892
Pseudoscorpiones	920.248	2,119	94,367	Peces	72.000	1,883	94,775
Psocoptera	765.040	1,762	96,129	Coleoptera	57.074	1,493	96,268
Diplopoda	492.696	1,134	97,263	Acari	44.400	1,161	97,429
Diptera	312.158	0,719	97,982	Chiroptera	13.180	0,345	97,774
Mollusca	264.356	0,609	98,591	Decapoda	12.890	0,337	98,111
Araneae	247.459	0,570	99,161	Amblypygi	12.812	0,335	98,446
Opiliones	98.399	0,227	99,388	Orthoptera	12.500	0,327	98,773
Lepidoptera	89.188	0,205	99,593	Collembola	10.705	0,280	99,053
Thysanura	50.560	0,116	99,709	Scorpiones	10.200	0,267	99,320
Orthoptera	26.040	0,060	99,769	Araneae	5.908	0,155	99,475
Hymenoptera	24.157	0,056	99,825	Mollusca	5.816	0,152	99,627
Blattaria	22.126	0,051	99,876	Pseudoscorpiones	3.544	0,093	99,720
Dermaptera	18.170	0,042	99,918	Opiliones	3.180	0,083	99,803
Restantes grupos		0,082		Restantes grupos		0,197	
TOTALES	43.429.795		100%		3.824.002		100%

Otro aspecto a tener en cuenta en el espectro faunístico es qué representa en esta cueva la fauna que vive directamente en los depósitos de semillas y guano de guácharos, con respecto a la fauna total. El conjunto de los invertebrados que habitan en los depósitos de guano y semillas suma 39.685.794 individuos, y su biomasa es de 473,8 kg, es decir, el 12,4% del total. Pero debe tenerse en cuenta que los roedores también están directamente asociados a los depósitos de semillas, ya que se alimentan de ellas, y su biomasa es considerable, de 786 kg (el 20,56% del total). Así que el conjunto de la fauna guanífera (vertebrados e invertebrados) supone 1.260 kg ó el 33% de la biomasa total.

La fauna no-guanífera de la cueva suma 3.774.001 individuos, con una biomasa de 2.564 kg (= 67% en peso). Es decir, la fauna del guano representa el 91% de la fauna en número de individuos, pero sólo el 33% de su biomasa, mientras que la macrofauna no-guanífera constituye el 9% en número de individuos y el 67% de la biomasa total.

En adición, las aves y quirópteros mantienen cierta independencia con respecto a esta clasificación, ya que son sus aportes a la cueva lo que genera los depósitos de semillas y guano, tratándose de troglóxenos regulares que se alimentan fuera de la cueva, no en ella. Si excluimos de la fauna no-guanífera a guácharos y quirópteros (o computamos de modo separado su biomasa, por demás considerable, ya que supone el 55,26%), la fauna no-guanífera representa el 11,74% de la biomasa total. En todo caso, lo más importante a destacar es que el número de artrópodos, roedores y moluscos que habitan y se alimentan directamente de los depósitos de semillas que traen los guácharos es considerable, y a ello cabe agregar otros predadores, que ocupan las paredes de roca próximas, los cuales se benefician y se alimentan de la fauna que llamamos guanífera, aunque no exclusivamente.

ESTRUCTURA DEL ECOSISTEMA, BIOMASA Y DIVERSIDAD

Las comunidades del guano dan lugar en sí mismas a biocenosis complejas. Por ejemplo, entre los ácaros del guano son predominantes los Cryptostigmata y Mesostigmata, subórdenes que representan el mayor número de especies de artrópodos que habitan en la hojarasca y en el suelo del bosque (muy importantes en las cadenas tróficas que conducen a los descomponedores finales), e incluyen una trama de taxa fitófagos, detritívoros, saprófagos, fungívoros, e incluso predadores de ácaros y pequeños insectos. Junto a ellos se presentan en grandes números pequeños coleópteros y sus larvas (principalmente consumidores de semillas, detritus y materia orgánica de origen vegetal); colémbolos y psocópteros, detritívoros y fitófagos; pseudoescorpiones predadores (muy frecuentes entre la meiofauna). Todos estos grupos son relativamente inconspicuos. De mayor talla y conspicuos resultan los isópodos (por demás numerosos), diplópodos y moluscos, detritívoros y saprófagos; sobre el guano húmedo son frecuentes los dípteros y lepidópteros saprófagos y fungívoros; más relacionados con ellos, araneidos y opiliones predadores. Los ortópteros Gryllidae, de hábitos omnívoros, abundan en toda la cueva sobre bloques y paredes de roca, pero también en torno al guano; a tenor de su estadio de desarrollo, pueden servir de presa a diversos organismos, incluyendo grandes amblypygios y escorpiones, que también ocupan las paredes y recorren todos los biotopos de la cueva.



Prospección y muestreos a lo largo de la Galería del Río, donde son frecuentes peces y crustáceos.



Galería del Río. Alternancia de cascadas y tramos inundados, con algunas pozas de aguas profundas.

Igualmente omnívoros, y capaces de alimentarse de detritos y despojos de todas clases, resultan los grandes decápodos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae; aunque habitualmente están próximos al agua, constituyen un grupo de hábitos muy terrestres y pueden desplazarse por toda la cavidad en busca de alimentos utilizables. Por lo observado en las cuevas de la región de Mata de Mango, su número en las cavidades es variable y se incrementa notablemente en la época de cría de los guácharos.

Aclarar toda la trama trófica del ecosistema de la cueva es sin duda una tarea complicada que no pretende abordar este trabajo, ya que hay que considerar para muchas especies su comportamiento en las distintas fases de sus ciclos de vida (huevos, larvas, juveniles y adultos de distinta talla), con cambios de hábitos alimentarios y desplazamientos de unos a otros biotopos, además de conexiones entre la fauna troglófila y troglobia con los habitantes estrictos del guano, así como interacciones e intercambios entre las poblaciones hipógeas y epígeas de muy diversas especies troglófilas. Para muchas especies de artrópodos del guano, el tipo de semillas presente (de hasta más de 50 especies arbóreas distintas), su estado de fragmentación, la posibilidad para algunas especies de encontrar semillas dentro de las cuales colocar sus huevos (Herrera, 1995), la profundidad, aireación y humedad del sustrato, constituyen variables que configuran diferencias. Las más notables a simple vista son aquellas que se dan entre rellenos de semillas más o menos secos (donde las semillas se conservan enteras más tiempo, como en los graneros), y otros con rellenos muy húmedos, que frecuentemente se degradan muy rápido (dando origen a una especie de suelo orgánico con germinación de plántulas depigmentadas). Cuando el estado de descomposición es muy avanzado, al igual que ocurre en los estratos profundos, la macro y meiofauna desaparece.

En el caso de Cueva Grande, de las muestras tomadas para cenosis de guano, algunas eran de guano seco y otras de una condición algo más húmeda. En todas ellas aparecieron, en distintas proporciones, isópodos, coleópteros, psocópteros y ácaros. Pero otros grupos, como diplópodos, dermápteros y moluscos sólo se presentaron en guano húmedo. Los colémbolos y pseudoescorpiones eran más abundantes en guano seco, mientras que los ácaros proliferaban en ambos tipos, y los coleópteros mostraban distinta cantidad y composición específica de un guano a otro, siendo en general más abundante y diverso para este grupo el guano con semillas de condición más seca.

La diversidad de macrofauna en la cueva, sin considerar el guano de guácharos, es elevada, con 77 especies distintas (sobre un total de 104), e incluye 8 taxa troglobios: 2 Pseudoscorpiones, Chthoniidae y Cheiridiidae, 1 Schizomida, 1 Isopoda, 1 Chilopoda Scolopendridae, 1 Thysanura Nicoletiidae, 1 Collembola Entomobryidae, 1 pez Trichomycteridae.

Del total de 36 taxa hallados en el guano de guácharos, 9 taxa fueron hallados también en capturas directas y 27 representan reportes adicionales para la cueva; de ellos 20 corresponden a ácaros y 7 a los restantes grupos, destacando la alta representación numérica de ácaros, coleópteros, isópodos y colémbolos. Entre estos 4 grupos, por su mayor talla, los isópodos constituyen los invertebrados visibles en el guano más abundantes, aunque también resultan muy conspicuos otros grandes predadores sobre las paredes de roca en torno a los depósitos de guano, como escorpiones y amblypygios.

En el guano se encontraron las dos especies troglobias de pseudoescorpiones halladas también en otros biotopos, siendo una de ellas (la de menor talla, Chthoniidae) especialmente abundante. Ello sugiere que esta especie es más bien propia del guano, extendiéndose a partir de él a otros biotopos, mientras que con la especie de Cheiridiidae ocurre lo contrario, y su presencia en el guano debe ocurrir por colonización a partir de biotopos no-guaníferos (o no estrictamente guaníferos). En menor medida, otras especies troglobias como los Thysanura Nicoletiidae, aunque no encontrados en las muestras de guano y semillas, suscitan dudas sobre su procedencia y biotopo preferente. De hecho, los restos vegetales (más o menos degradados) de los depósitos de crecida de las aguas subterráneas (las cuales en última instancia drenan una cuenca epígea y selvática), constituyen nutrientes orgánicos semejantes en diversos aspectos a los restos vegetales que aportan los guácharos, y ello plantea interesantes preguntas sobre cómo ocurre o procede la colonización de los biotopos hipógeos y la evolución troglobia en estas cavernas del Neotrópico, tan extraordinariamente ricas en fauna.

En el ambiente profundo son comunes sobre las paredes los amblypygios, opiliones, y sobre todo grandes números de pequeños araneidos (de diversas especies) que construyen telas de caza en las oquedades y cuelgan hilos con puestas de huevos (= coocons), así como pequeños ortópteros juveniles. En las maderas y restos orgánicos son comunes los isópodos, colémbolos, y en más bajo número pequeños coleópteros y ortópteros juveniles. Algunos pequeños dípteros y lepidópteros sobrevuelan las playas y bancos de sedimentos. En las aguas someras son comunes los peces Trychomycteridae y cangrejos Pseudothelphusidae, algunos de los cuales alcanzan tallas grandes. Eventualmente es posible observar algunos oligoquetos y también quilópodos; estos últimos se desplazan velozmente al ser descubiertos.

A lo largo del río se encuentran los citados grupos, y una representación faunística más numerosa y diversa (incluye otros órdenes de insectos), que se concentra preferentemente sobre los depósitos de crecida, los cuales en algunas repisas incluyen pequeños acúmulos arrastrados de semillas con plántulas germinadas. Aquí se encuentran especies que también proliferan en la base de las paredes de galerías inactivas con depósitos de guano, incluyendo roedores.

Es conveniente puntualizar que a largo de las superficies de roca periódicamente alcanzadas por las aguas se depositan biofilms ricos en C procedente de la materia orgánica disuelta, además de materia orgánica particulada y fragmentos orgánicos gruesos. Estas películas epilíticas inmobilizadas sobre las rocas son ricas en nutrientes y microorganismos, los cuales quedan así disponibles para invertebrados micrófagos (como colémbolos, tisanuros, dípteros, coleópteros) y, a través de ellos, pasan al resto de la red trófica. El contenido en C y N de estos biofilms es alto, como lo muestran diversos autores (p.ej.: Simon et al, 2003).



Colectando fauna (capturas directas) en paredes de roca y repisas con biofilms y depósitos de crecida. Galería del Río.



Guácharo en repisa con nidos y banco de sedimentos en playa del río, con semillas dispersas germinadas.

La biomasa global de la cavidad (3.824 kg) dividida por su desarrollo de galerías, da valores de 153 kg por cada 100 m de galerías. La biomasa por m² para el área total muestreada en la cavidad (36.099 m²), da un valor medio de 105,93 g/m².

Como dato comparativo, en cuevas europeas ricas en fauna son frecuentes valores de entre 0,03 g/m² a 0,05 g/m² (Novak & Kustor, 1981), por lo que nuestros datos suponen una magnitud media más de 2 mil veces superior (2,1 a 3,5 mil veces). En pocas cuevas europeas, extraordinariamente ricas en fauna, o que albergan estacionalmente grandes concentraciones reproductoras de quirópteros, han llegado a reportarse valores globales de 3,9 kg de biomasa para cuevas individuales, en la región de los Balcanes (antigua Yugoslavia), Cárpatos (Rumania) y Pirineos (Francia-España) (Novak & Kustor, 1981; Galán, 1993, 1997). Por lo tanto, la biomasa de Cueva Grande representa una cifra mil veces mayor que este dato. En todo caso, sólo queremos destacar que comparativamente los valores de biomasa en cuevas Neotropicales son mayores en varios órdenes de magnitud con respecto a los de zonas templadas.

La biomasa correspondiente a la 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 3.824 kg de Cueva Grande un valor medio en peso seco de 765 kg y usando valores medios de equivalencia (Margalef, 1972; Novak & Kustor, 1981; Galán et al, 2008) obtenemos para la biomasa global de Cueva Grande un stock calorífico de 19,58 x 10⁶ joules (= 19,58 mil Kjoules). Esto representa un stock energético 3.948 veces mayor que los valores medios para cuevas ricas en fauna de zonas templadas europeas. Estos datos constituyen por consiguiente los más altos valores de biomasa reportados para fauna de cuevas a nivel mundial.

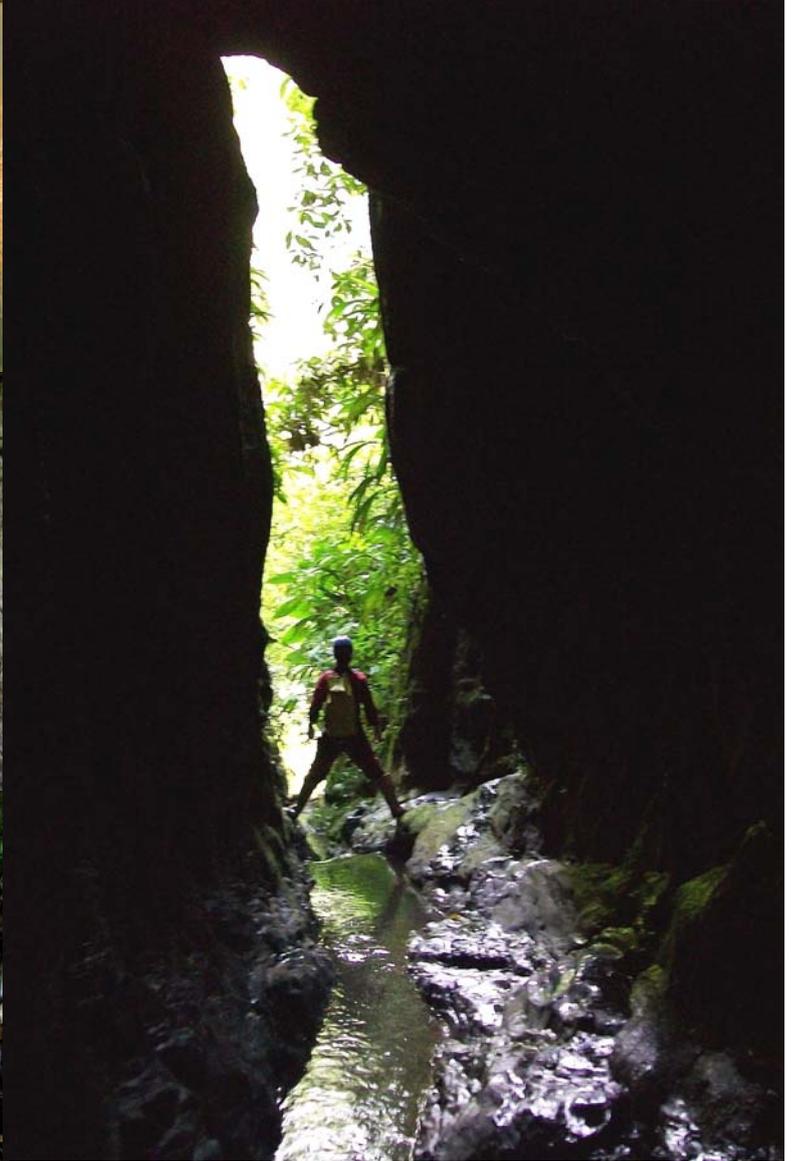
Si comparamos los datos de Cueva Grande con los de otras cuevas de Venezuela muestreadas con similar metodología (Galán et al, 2008, 2009), obtenemos que la biomasa global de ésta representa 4,9 veces más que la de otras cuevas ricas en fauna de la Sierra de Perijá, en el W del país. Adicionalmente, puede estimarse que el balance de biomasa para Cueva Grande se incrementará en época de cría de los guácharos, época en que el número de efectivos de la población reproductora puede ascender a 8.000 adultos y más de 5.000 pichones, alcanzando entonces la biomasa total de la cueva valores de más de 8.064 kg. Otras cuevas de esta misma región, con mayor abundancia de fauna y mayor extensión de secciones guaníferas eutróficas, como p.ej. la Sima de Los González, probablemente superan a ésta en biodiversidad, a la vez que contienen una biomasa mayor, en varios múltiplos de ésta (tal vez hasta 5 a 10 veces mayor). Esto hace de las cuevas de esta región uno de los hot-pots de fauna cavernícola más significativos por su biomasa y diversidad a nivel mundial.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los datos presentados constituyen una estimación mínima del tamaño de las poblaciones, tal como fue explicitado 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 subvaloradas, 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 especies relativamente grandes, como peces y crustáceos, son también difíciles de censar cuando se trata de cuerpos de agua con pozas profundas y zonas inundadas extensas, como las que presenta el río subterráneo de Cueva Grande, y pueden estar también ampliamente subvalorados. Otros grupos, como los quirópteros, resultan poco conspicuos por la gran altura que alcanzan gran parte de las galerías; el número de especies y su población total puede ser considerablemente mayor que el aquí descrito. 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 bioespeleológica relativamente detallada. Es decir, ofrecen un cuadro muy real de la macrofauna observable en la cueva en un lapso de tiempo determinado.

Entre los resultados destaca que por su biomasa la presencia de una colonia numerosa de guácharos representa en sí misma el 54,9% del total en peso del ecosistema de la cueva. Los roedores, con un 20,6%, suponen el grupo de fauna asociada al guano que más contribuye al total de biomasa representado por la fauna guanífera. Es también un excelente indicador de que el "guano" de guácharos es básicamente una acumulación vegetal (en forma de semillas y restos de frutos) que resulta introducida a considerable profundidad en el interior del medio hipógeo. Es interesante que los isópodos y diplópodos, siendo artrópodos, contribuyan con un 17,4% de la biomasa, superando a importantes grupos de vertebrados, tal como peces y quirópteros. También resulta llamativa la abundancia numérica y en peso de grandes crustáceos decápodos, y de grandes invertebrados predadores como los amblypygios y escorpiones. Otros predadores de tallas menores, como araneidos, pseudoescorpiones y opiliones, se encuentran en menor proporción. Entre los invertebrados, los principales grupos de predadores (amblypygios, escorpiones, araneidos) suman una biomasa de 29 kg, la cual es 10,72 veces menor que la biomasa representada por los principales grupos de invertebrados detritívoros y fitófagos (diplópodos, isópodos, coleópteros, ortópteros, colémbolos), con una biomasa de 311 kg. Para el conjunto de grupos de invertebrados (exceptuando los decápodos por su carácter omnívoro, y los ácaros, por incluir predadores en su propia taxocenosis), la biomasa de los predadores es 22,52 veces menor que la de los consumidores primarios (35,7 versus 804 kg). Probablemente ello sugiere que los consumidores primarios de pequeña talla resultan subvalorados en los muestreos o, de modo inverso, que la alta biomasa de predadores indica una gran riqueza de recursos en el ecosistema.

Un segundo aspecto lo constituye la posición que ocupa la cueva en el sistema kárstico. Los recursos no asociados al guano de guácharos proceden principalmente de materia orgánica aportada al sistema por las aguas de infiltración (y por el propio ingreso



Fugaces detalles de guácharos y quirópteros, fauna característica de las cuevas de Mata de Mango, antes de dejar Cueva Grande y emprender el descenso del pequeño cañón que nos lleva hasta el campamento.



El regreso de la expedición a Cueva Grande, entre la exuberante vegetación selvática del karst de Mata de Mango.

de troglógenos, sus producciones y sus restos). La posición surgente de Cueva Grande en el sistema determina que hacia ella deriven ingentes recursos de las simas y sumideros superiores. Cabe destacar que muchas de estas cavidades son también amplias simas con colonias de guácharos y cuantiosos depósitos de semillas (Sima de Narciso, Domingo, Hilario, El Barrial), otras constituyen importantes sumideros de quebradas epígeas (El Chorro, La Quebrada, Simón, Las Báquiras, El Bajo, Las Lapas), incluyendo cavidades de más de 1 km de desarrollo (como la de Simón, de 1.120 m) o de más de 500 m (como las de El Chorro, 802 m; Domingo, 680 m). Todas estas cavidades reciben cuantiosos aportes externos, además de que poseen importantes comunidades de fauna cavernícola. Las aguas que las atraviesan, tras descender desniveles de más de -200 m, alcanzan la zona inundada del acuífero, la cual es drenada únicamente por el río que emerge en el sifón inicial de Cueva Grande. Subproductos orgánicos en forma de fragmentos vegetales y materia orgánica particulada y disuelta llega así de modo concentrado al río de la cueva a través del sistema; la infiltración dispersa sobre su superficie de cuenca también introduce materiales adicionales. Todo ello se traduce en una no evaluada pero nada despreciable disponibilidad de recursos tróficos en Cueva Grande, con independencia de las colosales cantidades de semillas aportada por la colonia de guácharos que habita la misma.

Adicionalmente, tanto sobre las semillas y guano de guácharos, como sobre restos orgánicos de los depósitos de crecida, son frecuentes crecimientos de micelios de hongos, no estudiados pero que probablemente incluyen géneros tales como *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Chrisosporium*, *Rhizopus*, *Actinomucor*, y muchos otros. Estos hongos, cuyas esporas deben ingresar a la cueva por vía aérea (aeroplancton), sirven de alimento a muchos dípteros fungívoros, y probablemente también a muchos ácaros y colémbolos, como ha sido señalado por varios autores para cuevas de México (Palacios-Vargas & González-Malacara, 1983).

La alta diversidad y abundancia de fauna es así condicionada por la suma de dos fuentes principales: la presencia de la colonia de guácharos y los aportes de las aguas de infiltración, las cuales importan recursos sobre todo vegetales desde la selva externa y recursos tanto vegetales como animales procedentes de las comunidades de organismos que habitan en las cuevas superiores del sistema. En este conjunto de ingresos de recursos tróficos está la clave que explica la elevada diversidad y biomasa que presenta el ecosistema de la cueva. Probablemente la alta diversidad sea debida a biofilms epilíticos y depósitos de crecida, que sustentan la base de la red trófica de troglófilos y troglobios. A ello se agrega la comunidad de artrópodos del guano de guácharos, el ingreso de troglógenos y aeroplancton, y el de troglófilos que pueden habitar y desenvolverse tanto en la cueva como en la selva externa. Mientras que lo fundamental de la biomasa es debido a la presencia de la colonia de guácharos, cuyos depósitos de semillas proveen una altísima cantidad de recursos para invertebrados fitófagos, roedores y fauna asociada. En menor medida, las poblaciones de quirópteros suministran de modo parecido otros recursos orgánicos que se adicionan al sistema; aunque el número y peso de sus poblaciones es importante, pasan casi desapercibidos ante la notoria presencia de guácharos.

El habitat hipógeo kárstico es creado y ampliado progresivamente por disolución de la roca caliza por las aguas meteóricas. Este proceso de creación de vacíos -llamado karstificación- va acompañado del hundimiento del drenaje y de la formación de galerías aéreas con atmósfera saturada de vapor de agua. Para los organismos epígeos de la vecindad inmediata se ofrece un nuevo habitat, con cierta cantidad de recursos tróficos, que han sido sustraídos de los ambientes superficiales. Como toda área nueva, ésta se encuentra disponible a la colonización de aquellos organismos que sean capaces de utilizar dichos recursos y posean la aptitud necesaria para desenvolverse en el nuevo medio. Este es comparativamente más adverso a medida que se profundiza en él. Pero a la vez es un medio estable climáticamente, capaz de excluir a predadores epígeos y parásitos, y que proporciona recursos que no están siendo utilizados por otros organismos (baja competencia). Estas ventajas pueden resultar atractivas para los potenciales colonizadores (Galán & Herrera, 1998). A la luz de los datos aportados por Cueva Grande, cabe matizar algunas afirmaciones del párrafo anterior, que escribimos nosotros mismos hace 11 años.

Por ejemplo, la exclusión de predadores epígeos y parásitos está lejos de ser absoluta. Hemos visto como el reducido *Pastroglylus geniculatus*, del cual se encuentran numerosos adultos y ninfas en Cueva Grande, acompaña a los roedores en su invasión de la galerías internas de la cueva, aparentemente con mucho éxito. También hemos citado el parasitismo de huevos de araneidos por himenópteros Scelionidae (y probablemente también por los Braconidae). Es obvio también que el escorpión *Tityus monaguensis*, el cual habita tanto en la selva externa como en la cueva, se presenta en grandes números en la cueva debido a la extraordinaria abundancia de presas. De igual modo los cangrejos *Pseodothelphusa garmani* y *Microthelphusa sp.* abundan en la cavidad aprovechando los despojos y detritos de todo tipo presentes en el ecosistema hipógeo. La abundancia de predadores sigue a la abundancia de presas, la de consumidores primarios a la de recursos disponibles. La alta diversidad de la selva tropical traslada así sus innumerables interacciones al interior de las cavernas, con una inusual trama de intercambios que raramente se presenta en zonas templadas, mucho menos diversas. Esto corrobora y reafirma nuestra hipótesis inicial de que en el medio tropical de países megadiversos, la megadiversidad global se traslada también a sus ecosistemas subterráneos. Con el resultado de una compleja trama de interacciones entre los organismos que ingresan al medio hipógeo.

En dicha trama, tal vez lo más significativo son las comunidades de artrópodos y roedores asociadas a los montículos de semillas. Si tales residuos vegetales se diseminaran en la selva externa, seguramente muchos organismos los utilizarían, probablemente incluyendo a miembros de los grupos taxonómicos representados en la cueva y a muchos otros distintos que resultan excluidos del medio hipógeo. Pero en la cueva acaece una inusual concentración de aves que nidifica en las galerías subterráneas, e introduce con ello unas descomunales concentraciones de semillas en el medio hipógeo profundo, un biotopo poco accesible, adverso y extremo para la mayoría de las especies epígeas. Su consecuencia es esta peculiar biocenosis, diversa sin duda, pero que difiere de la del suelo del bosque, donde si bien se encontrarán frutos y semillas de los mismos árboles, no ocurren en concentraciones semejantes. A la vez, es probable que la alta densidad de predadores especializados, muy eficientes, elimine



Algunos detalles del regreso: el cruce del río Arcacuar y un alto en la Fila, de camino hacia Yucucual.

por completo a grupos y especies de artrópodos mejor representados entre los invertebrados fitófagos de superficie. Tal como ocurre con la creación de áreas nuevas e islas, donde un nuevo sustrato está disponible, los seres vivos organizan un ecosistema peculiar, que se configura a través de múltiples interacciones. Al éxito de la colonización inicial, deben seguir otras fases de adaptación que faciliten un desenvolvimiento más eficiente en el medio hipógeo, lo que en algunos casos desemboca en evolución troglobia. Todos estos aspectos, en nuestra opinión, innovan las ideas existentes en este campo, plantean interrogantes, conducen a formular nuevas hipótesis de trabajo, y hacen atractivo el desarrollo de otros estudios ecológicos comparados.

La presencia de 8 especies troglobias (la mayoría de ellas nuevas para la Ciencia), hace de Cueva Grande en este momento la segunda cavidad de Venezuela más rica en formas troglobias. E indirectamente confirma que las investigaciones biológicas sobre el medio hipógeo en el país sólo están en fase naciente. Algunos taxa troglobios pertenecen a grupos en los que previamente no se conocían formas troglobias en Venezuela o incluso en Sudamérica. Lo cual constituye un aliciente más para propiciar las investigaciones en biología subterránea, que están aportando resultados del más alto interés. Las cavernas, como ecosistemas simplificados, muestran un dinamismo singular, debido a numerosas interacciones abióticas y bióticas, y a la vez se revelan como un medio extraordinariamente idóneo para el testado de hipótesis y el desarrollo de trabajos experimentales.

Nuestra principal conclusión es que el ecosistema de Cueva Grande encierra una alta diversidad biológica (y ello sin incluir su microfauna, aún no investigada, y fauna acuática, la cual sólo ha sido posible muestrear parcialmente) y, sobre todo, constituye el ecosistema subterráneo de mayor biomasa hasta ahora conocido, a nivel mundial. Ello a su vez contribuye a realzar los valores biológicos que contiene el Parque Nacional de la Cueva del Guácharo, el cual comprende también el karst de Mata de Mango y sus cuevas, región que constituye uno de los hot-pots de fauna cavernícola más significativos por su biomasa y diversidad a nivel mundial.

El trabajo realizado, del todo preliminar, sin duda será seguido por otras notas, con descripciones de las especies colectadas (a medida que sean estudiadas por diferentes taxónomos), y ensayos subsiguientes centrados en estudios comparados, biología de organismos, y diversos aspectos ecológicos y evolutivos.

AGRADECIMIENTOS

A Douglas Mora y Pío Antonio Colmenares (Centro de Ecología del IVIC), Rubén Candiz y Juan Carlos Navarro (Instituto de Zoología Tropical de la UCV), Héctor Suárez (curador de la Colección de Crustacea del IVIC), por su ayuda en las identificaciones taxonómicas. A Marian Nieto y José M. Rivas (Sociedad de Ciencias Aranzadi, España), por su ayuda en los trabajos de campo. Al Centro de Ecología del IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas) y su personal técnico, por su apoyo logístico y facilidades de laboratorio. El desarrollo del proyecto ha contado con una asignación de fondos Locti (Ley Orgánica de Ciencia, Tecnología e Innovación), del Ministerio del Poder Popular para Ciencia y Tecnología, del Gobierno Bolivariano de Venezuela.

BIBLIOGRAFIA

- BASTIDAS, R. & Y. ZABALA. 1995. *Principios de Entomología Agrícola*. Univ. Nac. Exper. "Francisco de Miranda", Ed. Sol de Barro, UNEFM, 395 pp.
- BOSQUE, C.; R. RAMIREZ & D. RODRIGUEZ. 1995. The diet of the Oil-bird in Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 6: 67-80.
- BRUES, C.; A. MELANDER & F. CARPENTER. 1954. *Classification of Insects*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge, 108: 1-917.
- 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. El karst de la Fila de las Cuevas (zona kárstica de Mata de Mango), Monagas, Venezuela. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 25: 1-12.
- GALAN, C. 1993. Fauna hipógea de Gipuzkoa: su ecología, biogeografía y evolución. *Munibe (Ciencias Naturales)*, S.C. Aranzadi (San Sebastián), 45: 1-163 (Número monográfico).
- 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. 2005. Notas de campo sobre hidrogeología y fauna cavernícola del Sistema Mara (Sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela). *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 39: 46-54.
- GALAN, C. & F. F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 32: 13-43.
- GALAN, C. & F. F. HERRERA. 2007. Fauna cavernícola de Venezuela: una revisión. *Bol. Soc. Venez. Espeleol.*, 40: 39-57.
- GALAN, C.; F. F. HERRERA & A. RINCON. 2008. Biomasa de macrofauna cavernícola en la Cueva de Los Laureles (Sierra de Perijá, Venezuela). *IVIC, Centro de Ecología, Proyecto Locti, Inf.ind.*, 10 pp + Pag web aranzadi-sciences.org. Archivo PDF, 12 pp.
- GALAN, C.; F. F. HERRERA & A. RINCON. 2009. Biodiversidad y Biomasa Global de la Cueva de Los Laureles (Sierra de Perijá, Venezuela). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 42: 15 pp (en prensa). Reedit. c/ilustraciones en: Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 24 pp.
- HERRERA, F. F. 1995. Las comunidades de artrópodos del guano de guácharo en la Cueva del Guácharo, Venezuela. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 29: 39-46.
- HOWARTH, F. 1983. Ecology of cave arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 365-389.
- LINARES, O. J. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, 690 pp.
- MARGALEF, R. 1972. El ecosistema. In: *Ecología Marina*. Fundación La Salle, Caracas, pp: 377-453.
- NAUMANN, I. et al. Ed. 1991. *The Insects of Australia*. Vol.1, 542 pp. Vol.2, 1137 pp. Div.Entomol. Commonwealth Scien.Org. Melbourne Univ. Press.

- NOVAK, T. & V. KUSTOR. 1981. Contribution à la connaissance de la biomasse et du bilan énergétique de la faune des entrées de grotte en Slovénie (Yougoslavie). *Mém. Biospeol.*, 8: 27-32.
- PALACIOS VARGAS, J.G. & J.B. MORALES MALACARA. 1983. Biocenosis de algunas cuevas de Morelos. *Mém. Biospeol.*, 10 : 163-169.
- PATTON, J. L. 1987. Species Group of Spiny Rats Genus *Proechimys* (Rodentia : Echimyidae). *Fieldiana, Zoology New Series (Studies in Neotropical Mammalogy)*, 39 : 305-345.
- 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.
- RODRIGUEZ, L. M. & C. GALAN. 2008. Cavidades topografiadas en la Sierra de Perijá, Zulia, Venezuela. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 41: 9 pp (en prensa).
- SIMON, K.; E. BENFIELD & S. MACKO. 2003. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology*, 84 (9): 2395-2406.
- SMITH, R. F. & G. SILVA. 1983. *Claves para Artrópodos terrestres del Neotrópico*. Univ. Centrooccid. "Lisandro Alvarado", Barquisimeto, 384 pp.
- SVE - Sociedad Venezolana de Espeleología. 1975. Mo.19 - Cueva Grande de Anton Göering. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 6 (12): 119-126.
- SVE - Sociedad Venezolana de Espeleología. 1982. Mo.23 á Mo.40 - Simas de Narciso, La Quebrada, Pánfilo, Domingo, El Chorro, La Peinilla, El Barrial, El Bajo, Las Lapas, Las Báquiras, El Danto, El Cacao, Los González. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 10 (19): 176-208.
- SVE - Sociedad Venezolana de Espeleología. 1984. Mo.26 - Sima de Hilario (conexión con la Sima de Domingo). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 21: 85-86.
- TEJEDOR, A.; V. TABARES & D. RODRIGUEZ-HERNANDEZ. 2005. New records of hot-cave bats from Cuba and the Dominican Republic. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 39: 10-15.
- VEIT, A. M. & G. R. BARRETO. 2008. Presencia de ratas, *Rattus rattus* Linnaeus 1758, en la Cueva del Guácharo, Estado Monagas, Venezuela. *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 41: 15 pp (en prensa).
- YATES, F. 1963. *Sampling Methods for censures and surveys*. Ed. Griffin, London, 3ª Ed.