

DIVERSIDAD DE LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LOS KARSTS EN CALIZA DEL NORTE DE VENEZUELA
Cave fauna diversity in Northern Venezuela limestone karsts

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

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Sociedad Venezolana de Espeleología,
Sociedad de Ciencias Aranzadi. **Diciembre 2009.** E-mail: cegalham@yahoo.es

DIVERSIDAD DE LA FAUNA CAVERNÍCOLA DE LOS KARSTS EN CALIZA DEL NORTE DE VENEZUELA

Cave fauna diversity in Northern Venezuela limestone karsts

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

Diciembre 2009.

RESUMEN

Se presenta un estudio comparado sobre la diversidad de la fauna cavernícola en las regiones kársticas más significativas del Norte de Venezuela. El estudio se basa en datos obtenidos mediante muestreos detallados, con similar metodología, en tres cavidades representativas de sus respectivas regiones: la Cueva de Los Laureles (en la Sierra de Perijá, estado Zulia), la Cueva Grande de Anton Göering (en el karst de Mata de Mango, estado Monagas), y la Cueva Coy-coy de Uria (en la Sierra de San Luis, estado Falcón). Se estudia la ecología, diversidad taxonómica, biomasa y abundancia numérica de las poblaciones de las citadas cuevas, las cuales comprenden un total de 288 especies de invertebrados y vertebrados cavernícolas. 31 de ellas son troglóbios. Más de 20 especies son nuevas para la Ciencia. Diversos representantes troglófilos y troglóbios pertenecen a grupos taxonómicos que son reportados por primera vez para la fauna de cuevas de Venezuela o incluso del Neotrópico. Estos datos constituyen algunos de los más altos valores de biomasa reportados para fauna de cuevas a nivel mundial y alcanzan un máximo de 3.824 kg (153 kg por cada 100 m de galerías) en Cueva Grande. Se discuten los principales factores abióticos y bióticos que condicionan la alta biodiversidad y biomasa encontrada.

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

ABSTRACT

We present a comparative study about cave-dwelling fauna diversity in the most significant karstic regions of Northern Venezuela. The study is based in data obtained by mean of detailed surveys, with similar methodology, in three caves representatives of their respective regions: Los Laureles Cave (in Perijá Mountains, Zulia state), Cueva Grande de Anton Göering (in Mata de Mango karst, Monagas state) and Coy-coy de Uria Cave (in the Sierra of San Luis, Falcon state). We study the ecology, taxonomic diversity, biomass and numeric abundance of the cave populations, which comprises a total number of 288 invertebrates and vertebrates cave-dwelling species. 31 of them are troglobites. More than 20 species are new species in Science. Some troglophiles and troglobites organisms belong to zoological groups reported for first time for the fauna in the caves of Venezuela or even the Neotropical region. These data are the highest biomass values reported for cave-dwelling fauna around the world, with a biomass weight maximum in Cueva Grande of 3.824 kg (153 kg by 100 m of galleries). The principal factors, abiotic and biotic, which condition the high biodiversity and biomass found in these ecosystems, are discussed.

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

INTRODUCCION

En la mitad Norte de Venezuela se encuentran numerosos karsts en litología caliza de edades Cretácico temprano a Oligo-Mioceno. Por su extensión, gran número de cavidades, presencia de grandes simas y cuevas, con ecosistemas subterráneos diversos, los más importantes son: la Sierra de Perijá (en occidente, estado Zulia), la Sierra de San Luis (en la zona central, estado Falcón), y el karst de Mata de Mango (en oriente, estado Monagas).

En ellos seleccionamos tres cavidades representativas, de moderada facilidad de acceso y exploración (sin grandes simas verticales), dimensiones relativamente amplias (varios kilómetros de galerías), y con ecosistemas subterráneos de alta biodiversidad, considerable biomasa y presencia de especies troglóbias. A la vez buscamos que contuvieran secciones con diversas situaciones en cuanto a su balance energético y condiciones tróficas, desde ambientes eutróficos (típicos del Neotrópico) hasta otros mesotróficos á oligotróficos. En dichas cuevas realizamos muestreos detallados, a lo largo de varios días. Con el aporte de varios biólogos trabajando de modo conjunto, cuantificamos las poblaciones de las distintas especies y las áreas que ocupan.

Este último aspecto, como se verá, es muy importante, ya que las exploraciones bioespeleológicas en el país (a diferencia de muchos karsts accesibles en zonas templadas de Europa y Norte América) a menudo se han realizado en el marco de exigentes expediciones, centradas en la exploración, catastro, topografía y espeleología física, disponiéndose de escaso tiempo para la investigación y colecta de especímenes biológicos. Las cuevas seleccionadas fueron muestreadas con similar metodología y similar esfuerzo en los muestreos, obtención de datos y procesamiento de resultados, con el objetivo de obtener valores comparados (por cavidad, tipo de ambiente y área), que permitieran discriminar las principales variables abióticas y bióticas que influyen la riqueza en especies, número de individuos de sus poblaciones, y biomasa respectivas.

MATERIAL Y METODOS

En tres expediciones efectuadas entre 2008 y 2009 se realizó el trabajo de campo, de prospección y muestreo biológico, en las cuevas: Los Laureles (Perijá), Coycoy de Uria (Falcón) y Cueva Grande de Anton Göering (Monagas).

Los muestreos fueron realizados con métodos directos (mediante pinceles y pinzas, malla de entomología y mallas de mano para peces), utilizando alcohol etílico de 75° como conservante. Se usaron trampas Sherman para la captura de roedores y también mallas de neblina y de mano para la captura de quirópteros en el interior de las cuevas.

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 embudos de Berlesse). Se utilizaron a modo de prueba diversos cebos atrayentes. El trabajo de campo fue completado con conteos y observaciones de abundancia numérica sobre cuadrículas representativas, tomando a su vez datos numéricos de las superficies muestreadas y procesándolas sobre la topografía.

La representación faunística hallada comprende macrofauna colectada por métodos directos y meiofauna asociada a los depósitos de semillas y guano de guácharos, la cual fue extraída y separada en laboratorio. Las muestras del material colectado fueron examinadas con microscopio binocular estereoscópico (Wild Heerbrugg & Nikon) con magnificaciones de hasta 800 aumentos. Los pesos fueron obtenidos con balanzas de precisión (Mettler & Ohaus) con lecturas de 0,0001 g. Datos climáticos fueron obtenidos con sensores HOBO de registro continuo. Datos hidroquímicos adicionales fueron obtenidos por análisis Standard de muestras de agua en laboratorio.

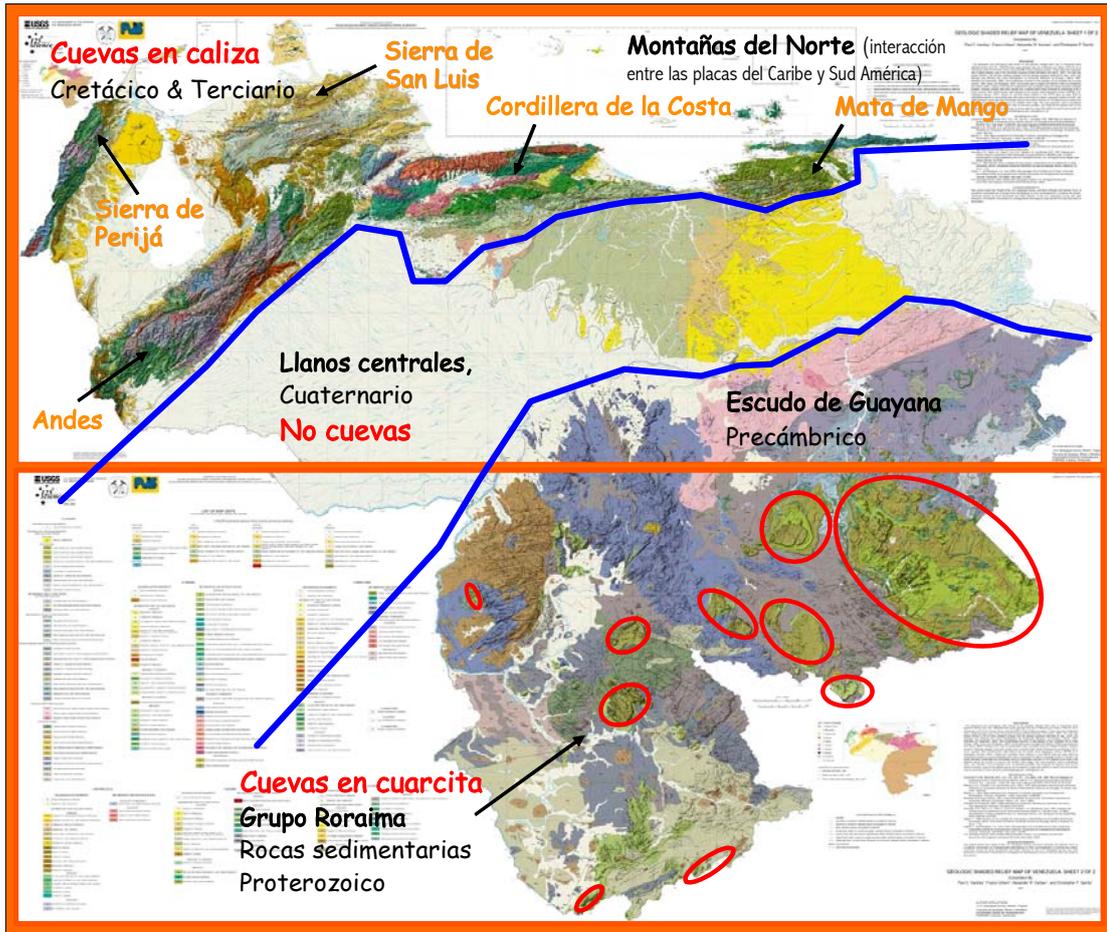
En campo y laboratorio fueron tomadas fotografías a color para ilustrar las características de la cueva, biotopos de captura, métodos de colecta y morfología de algunas especies. Fueron tomados datos cuantitativos del número de ejemplares por área, extensión de los distintos biotopos de captura, estimaciones 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.

RESULTADOS

PRINCIPALES CARACTERISTICAS DE LAS CAVIDADES ESTUDIADAS

Las cavidades estudiadas están ubicadas en karsts en caliza en zonas selváticas de montaña, de clima húmedo tropical, y de similares características globales (Galán, 1995). La Cueva de Los Laureles (LL - Perijá) tiene 4,4 km de galerías y está situada a 600 m de altitud en la cuenca del río Socuy (afluente del río Guasare); forma parte de un extenso sistema hidrológico subterráneo, donde se encuentra, entre otras, la Cueva del Samán (la mayor del país, con 18,2 km de galerías). La Cueva Coycoy de Uria (CC - Falcón) tiene 1,2 km de galerías y está situada a 875 m de altitud, en la parte central de la Sierra de San Luis; es una cavidad fósil, parte de un antiguo sistema freático actualmente fragmentado por el avance de la karstificación, denudación y colapsos. La Cueva Grande de Anton Göering (CG - Monagas) tiene 2,5 km de galerías, está situada a 730 m de altitud, y constituye la surgencia de un sistema más extenso el cual alberga otras grandes simas, cuevas y sumideros, localizados en la montaña a mayor altitud. Las temperaturas medias son semejantes: 22,5°C en LL, 19°C en CC y 20°C en CG. LL y CG son cuevas hidrológicamente activas, recorridas por ríos subterráneos relativamente caudalosos. LL es parte de un trayecto subterráneo del acuífero del Socuy (Sistema del Samán) y su caudal es considerable (500 l/s en sequía y 5 m³/s como valor medio). Una descripción más detallada de las cavidades y principales rasgos de las regiones en que se encuentran, puede consultarse en trabajos previos sobre cada cavidad (Galán et al., 2009a; 2009b; Herrera et al., 2009).

Desde un punto de vista ambiental, lo más significativo a señalar es que tanto Perijá como Mata de Mango son regiones de selva húmeda, de elevadas precipitaciones (2.600 mm/a en LL, 3.000 mm/a en CG), mientras que el karst de San Luis posee una condición algo menos húmeda (1.500 mm/a), con selvas deciduas. En el interior de las cuevas, no obstante, la atmósfera subterránea presenta una humedad relativa siempre cercana al 100%, con frecuentes valores de saturación. La temperatura interna de las galerías es muy constante y a pocos metros de las bocas la oscilación térmica diaria y estacional es muy poco marcada, de 1-2°C, siendo isotérmica la mayor parte de la red profunda. Las temperaturas de los cursos de agua son sólo 1-2°C inferiores a las del aire (de 18-19°C como promedio), existiendo por tanto diferencias térmicas muy leves entre las galerías activas y las secas. La principal diferencia entre las tres cuevas reside en que CC es inactiva y sólo presenta filtraciones dispersas (sin existir cuerpos de agua). CG y LL poseen ríos subterráneos caudalosos, siendo CG una cavidad surgencia y LL sumidero, lo cual condiciona el ingreso de aportes externos. En adición, la mayor parte de la red de LL queda completamente inundada en aguas altas, cuando las crecidas del Socuy alcanzan hasta más de 100 m³/s de caudal. Esta inundación de la red aérea no impide sin embargo la presencia de una nutrida representación de cavernícolas terrestres, incluso troglobios muy especializados.



Venezuela subterránea. Un escenario con muchas posibilidades para comparar regiones, litologías, fuentes de materia orgánica y un largo etcétera.

CARACTERÍSTICAS de los TROGLOBIOS (Troglomorfo)

1. Anatómicos.

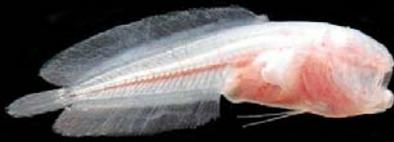
- Reducción y atrofia del aparato ocular (anoftalmia).
- Adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación melánica.
- Elongación del cuerpo y apéndices.
- Multiplicación de la dotación sensorial no-óptica: quimio, higo y mecano-receptores.

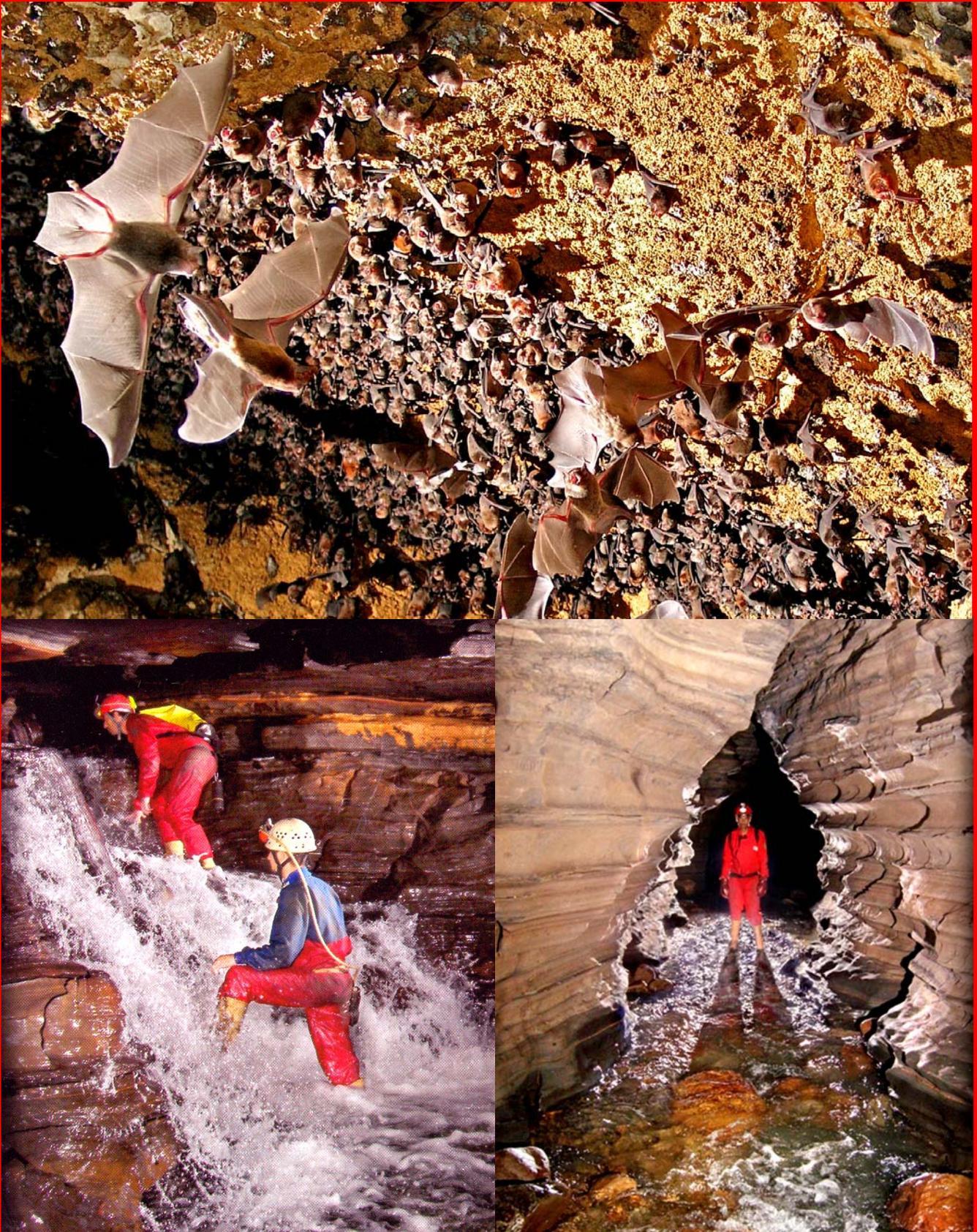
2. Fisiológicos.

- Tasa metabólica reducida, vida pausada, períodos de letargo.
- Bajo número de descendientes, lento desarrollo embrionario, gran longevidad.
- Hábitos alimentarios polífagos, resistencia al ayuno.

3. Estrategia de vida.

- Especialistas, estrategas de la K.
- Estrategia de adversidad, apta para un medio severo y con escasos recursos.





Las cuevas de la Sierra de Perijá albergan colonias de quirópteros y poseen ríos subterráneos caudalosos con importantes poblaciones de peces y crustáceos cavernícolas.

Los períodos de aguas altas, en general, introducen una gran cantidad de organismos y materiales orgánicos al endokarst, con el resultado de una fertilización periódica de las galerías aéreas, bajo la forma de biofilms y depósitos de crecida.

La continuidad del colector subterráneo de LL con el curso epígeo del Socuy, a similar cota, facilita la existencia de una gran diversidad y abundancia de ictiofauna (ya que los cursos bajos y medios de los ríos de Perijá son muy ricos en peces y fauna acuática), mientras que en CG la colonización de la cavidad por peces ha seguido una vía remontante, a través de un torrente de montaña de perfil quebrado y accidentado por cascadas.

Las cuevas estudiadas son de amplias bocas y albergan colonias de guácharos (*Steatornis caripensis*), quirópteros y roedores. En CG la colonia de guácharos es muy numerosa (5 á 8 mil adultos según las épocas), mientras que LL y CC albergan colonias menores (de 200 á 35 individuos, respectivamente), con mayor variación entre años. No obstante, los guácharos son un importante vector de energía, ya que introducen al endokarst materia orgánica de origen vegetal (semillas, frutos y cáscaras) en cantidades considerables. A ello se suma también los aportes de guano de quirópteros, de distinto tipo, y una nutrida representación de fauna directamente asociada a los depósitos de semillas. Entre ellos, CG sostiene una abundante población de roedores.

Aunque a estas cuevas ingresan muy diversos troglóxenos (desde invertebrados milimétricos hasta jaguares), la mayor parte de sus poblaciones cavernícolas está constituida por especies troglófilas, adaptadas al ambiente hipógeo y que completan en él su ciclo de vida. En adición, la prospección detallada ha puesto de manifiesto que las cuevas estudiadas poseen también especies troglobias en muy diversos grupos zoológicos (incluyendo vertebrados troglobios). Así, la relativa escasez de troglobios atribuida clásicamente a cuevas tropicales, se está demostrando inconsistente. El número de taxa troglobios encontrado asciende a 31 especies, y eleva considerablemente el número de formas troglobias reportado para la fauna de Venezuela, con singulares rasgos en su biología, morfología y taxonomía.

En este trabajo hemos puesto por ello particular énfasis en discriminar las distintas categorías ecológicas en que pueden clasificarse las especies cavernícolas halladas y el dinamismo de sus poblaciones. Además del objetivo central, de describir y cuantificar la biomasa y diversidad de cada cavidad, tratamos de obtener datos concretos e ideas que arrojen mayor luz para la comprensión del funcionamiento ecológico de estos ecosistemas. Los datos obtenidos, como se verá, resultan inestimables y esclarecedores, mostrando que la megadiversidad y complejidad de los ecosistemas tropicales de superficie que posee Venezuela se extiende también a sus ambientes subterráneos.

DIVERSIDAD

La diversidad en las cuevas estudiadas es considerablemente alta para ecosistemas subterráneos, sobre todo porque se circunscribe básicamente a macrofauna. La microfauna y fauna acuática milimétrica no ha sido estudiada, y ella constituye en otras cuevas del mundo un importante porcentaje de la diversidad, a menudo mayor del 50%.

En Los Laureles el total de especies reportado alcanza 112 taxa, en Cueva Grande 104, y en Coycoy 72 taxa. En la Tabla 1 se presenta un resumen de datos.

Tabla 1. Biodiversidad: Número de especies hallado en las cuevas muestreadas.

Cavidades:	Los Laureles	Cueva Grande	Coycoy Uria	Subtotal
Capturas directas:	72	77	25	174
Fauna asociada guano:	28	27	29	84
Nº Taxa Presente estudio:	100	104	54	258
Referencias adicionales:	12	-	18	30
Nº Taxa Totales:	112	104	72	288

Se discrimina el número de especies colectadas por métodos directos, la fauna asociada a los depósitos de semillas y guano de guácharos, el total colectado durante el presente estudio, referencias adicionales sobre taxa que habitan en la cueva (no halladas durante los muestreos), y los totales globales para macrofauna.

Como dato comparativo sirve de ejemplo el que en regiones de Europa y Norteamérica las cuevas diversas suelen albergar del orden de 50-70 taxa (incluyendo microfauna y fauna acuática milimétrica). En realidad, son pocas las cuevas a nivel mundial (de cualquier latitud) que contengan reportes de más de 100 taxa para una cueva individual. Por consiguiente, los datos aportados muestran que cuevas representativas de los karsts en caliza del Norte de Venezuela poseen una diversidad muy alta, con una gran riqueza en especies. Como veremos en los siguientes apartados, parte de esta diversidad es debida a los considerables aportes de materia orgánica, de origen vegetal y animal, que recibe el endokarst y sus cuevas en zonas húmedas de montaña del Neotrópico.

REPRESENTACION TAXONOMICA

La fauna hallada comprende, desigualmente, numerosos grupos taxonómicos distintos. Los órdenes que poseen mayor número de especies son, en orden decreciente: Acari (50 taxa), Coleoptera (41), Diptera (28), Araneae (24), Collembola (11), Opiliones (10), Hymenoptera (10), Isopoda (8). Un resumen sucinto de los principales grupos hallados es presentado en la Tabla 2.

Tabla 2. Principales grupos taxonómicos y número mínimo de especies en los mismos. Siglas: Grupo = Grupo Zoológico (hasta órdenes). LL = Los Laureles. CG = Cueva Grande. CC = Coycoy de Uria. SubT = Subtotales (suma 3 cuevas).

Grupo	LL	CG	CC	SubT	Grupo	LL	CG	CC	SubT
Oligochaeta	2	2	1	5	Psocoptera	-	1	1	2
Mollusca	2	4	1	7	Blattaria	2	2	-	4
Isopoda	2	3	3	8	Orthoptera	2	1	4	7
Decapoda	3	2	-	5	Thysanoptera	2	-	-	2
Scorpiones	-	1	-	1	Neuroptera	1	-	-	1
Pseudoscorpiones	1	2	2	5	Odonata	1	-	-	1
Schizomida	1	1	-	2	Ephemeroptera	1	-	-	1
Amblypygi	1	2	1	4	Isoptera	1	-	-	1
Araneae	10	7	7	24	Hemiptera	-	1	-	1
Opiliones	4	2	4	10	Homoptera	1	-	-	1
Acari	17	25	8	50	Hymenoptera	3	5	2	10
Diplopoda	1	3	2	6	Diptera	12	9	7	28
Chilopoda	1	2	2	5	Lepidoptera	2	2	2	6
Protura	-	-	1	1	Coleoptera	18	10	13	41
Diplura	-	-	1	1	Pisces	6	2	-	8
Thysanura	-	1	-	1	Amphibia	1	1	-	2
Collembola	3	4	4	11	Reptilia	2	2	-	4
Dermaptera	1	1	2	4	Aves	2	1	1	4
Zoraptera	-	-	1	1	Mammalia	6	5	1	12
Embioptera	-	-	1	1	TOTAL spp	112	104	72	288

Del total de especies, a excepción del guácharo y algunos mamíferos, en su inmensa mayoría se trata de especies troglófilas diferentes para cada cueva, aunque a nivel de género o familia hay taxa representados en las tres regiones. Una estimación preliminar del total global se aproxima a 280 especies distintas para el conjunto de las tres cuevas. De todos modos, habrá que esperar a obtener mayor número de determinaciones específicas para confirmar este extremo.

Debido a que en su mayor parte la fauna colectada incluye invertebrados terrestres, siendo escasos los acuáticos (los cuales deben estar muy bien representados entre la microfauna, no abordada en este estudio), predominan grupos que son habituales en la fauna hipógea de Venezuela. De éstos, los oligoquetos (Enchytraeidae, Megascolecidae) y moluscos (Stylommatophora, Subulimidae) muestran escasa diversidad, estando representados por pocas especies.

Los crustáceos están básicamente representados por cangrejos Pseudothelphusidae (5 taxa) y diversas familias de isópodos terrestres (Oniscidae, Philosciidae, Platyarthridae, Porcellionidae, Sphaeroniscidae, Trichoniscidae).

Siete órdenes de arácnidos reúnen a la mayor cantidad de predadores (escorpiones Buthiidae; pseudoescorpiones Cheiridiidae, Cheliferidae, Chthoniidae; esquizómidos Schizomidae; amblypigios Charontidae; araneidos Caponiidae, Ctenidae, Dipluridae, Oonopidae, Pholcidae, Scytodidae, Sicariidae, Sparasiidae, Symphytognathidae, Theridiidae, Theridiosomatidae; opiliones Agoristenidae, Gonyleptidae, Phalangodidae; ácaros: *Mesostigmata* Digamasellidae, Machochelidae, Schizoginidae, Uropodidae; *Prostigmata* Bdellidae, Pymotidae, Thrombidiidae; *Cryptostigmata* Archipteriidae, Ctenacaridae, Hypochthoniidae, Licaridae, Oropodidae, Pelopidae, Sphaerochthoniidae, Tegoribatidae; *Astigmata* Acaridae, Anoetidae, Bdellidae, Carpoglyphidae, Saprogllyphidae), siendo los grupos mejor representados los araneidos, opiliones y ácaros. Estos últimos han sido hallados fundamentalmente en las muestras de guano de guácharos, pero deben ser más comunes de lo que suponemos en las cuevas, sólo que, por su pequeño tamaño (meiofauna), no resultan observables en los muestreos directos. Comprenden numerosas familias en 4 subórdenes, entre los que se distinguen numerosos morfotipos distintos. De modo comparado, el estudio de ácaros acuáticos (no abordado en este estudio) ha aportado para la fauna subterránea de Venezuela una gran diversidad de Hydrachnella y Limnohalacarida, con muchas especies stygobias de gran interés.



Cueva Los Laureles. Guácharos en vuelo y nidos en cornisas y oquedades de las bóvedas, algunos de ellos con pichones. Nótese la presencia en torno a los nidos de semillas con crecimiento de plántulas depigmentadas, en zona oscura.



Sector inicial del río subterráneo de Los Laureles en la zona profunda.

Los diplópodos (Oniscodesmidae, Ophistospermorpha, Rhinocricidae) y quilópodos (Geophilidae, Peridontodesmidae, Scolopendridae, Scutigerae) están siempre bien representados, pero por un bajo número de especies, aunque el tamaño de sus poblaciones y biomasa puede ser considerable, particularmente la de diplópodos detritívoros.

Sobre los insectos apterigotos (proturos ind.; dipluros Campodeidae; tisanuros Nicoletiidae; y colémbolos: Entomobryidae, Hypogastruridae, Isotomidae, Poduridae, Tomoceridae), la diversidad específica resulta ser baja, estando desigualmente representados en las cuevas. Los colémbolos son los más diversos, pero su pequeño tamaño los hace poco conspicuos y difíciles de colectar. No obstante este gran grupo incluye interesantes troglobios y probablemente se trata de grupos aún muy poco estudiados en Venezuela.

Entre los insectos pterigotos (con 17 órdenes representados), los grupos más diversos son los coleópteros (41 taxa), seguidos de dípteros (28), himenópteros (10) y ortópteros (7). Es de destacar que varios de ellos incluyen representantes troglobios reportados por primera vez para sus grupos en Venezuela.

Las familias identificadas comprenden a: dermápteros Labiidae, Labiduriidae; zorápteros Zorotypidae; embiópteros Embiidae; psocópteros Liposcelidae, Psyllipsocidae; blatarios Blaberidae, Blatellidae; ortópteros Gryllidae, Phalangopsidae, Raphidophoridae; tisanópteros Phlaeothripidae, Thripidae; neurópteros ind.; náyades de odonatos; efemerópteros; isópteros Termitidae; hemípteros Reduviidae; homópteros Cicadellidae; himenópteros Agaonidae, Braconidae, Diapriidae, Formicidae, Scelionidae; dípteros Anisopodidae, Asteiidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Chloropidae, Culicidae, Dolichopodidae, Drosophilidae, Empididae, Phoridae, Psillidae, Psychodidae, Sciaridae, Stratiomyidae, Streblidae, Tipulidae; microlepidópteros indeterminados y Tineidae; coleópteros Biphylidae, Carabidae, Coccinellidae, Cryptophagidae, Curculionidae, Discolomidae, Dryopidae, Elateridae, Elmidae, Endomychidae, Histeridae, Hybosoridae, Lathridiidae, Leiodidae, Limnichidae, Nitidulidae, Ptiliidae, Ptilodactylidae, Scolytidae, Scydmaenidae, Staphylinidae).

Los vertebrados incluyen lógicamente menor diversidad, pero los peces (Erythrinidae, Loricariidae, Pimelodidae, Trychomycteridae), quirópteros (Mormoopidae, Phyllostomidae, indeterminados) y roedores (Agoutidae, Dasyproctidae, Echimyidae, Heteromyidae, Muridae) resultan estar bien representados por varias especies, incluyendo varios ejemplos de peces troglobios. La contribución en biomasa de los vertebrados es por demás considerable y no tiene paralelo entre los ecosistemas de zona templada (Galán & Herrera, 1998, 2006). Una enumeración más detallada de los taxa identificados puede consultarse en los trabajos previos efectuados en cada cueva (Galán et al., 2009a; 2009b; Herrera et al., 2009).

En nuestra opinión, no sólo destaca la alta diversidad específica, sino incluso resulta muy elevada la diversidad a nivel de familias y grupos superiores. Se puede decir que en cada familia son pocas las especies representadas, y más aún en cada cueva individual. Los Laureles y Cueva Grande presentan los valores más altos en diversidad (superando los 100 taxa para una cueva individual), y en Coycoy está es sólo algo inferior (72 taxa). Uno de los resultados más sorprendentes o inesperado del presente estudio, ha sido el descubrir que existe también una importante diversidad de troglobios, incluso en grupos que no contaban con representantes troglobios en la región Neotropical y que a su vez eleva en 31 especies el número de formas troglobias reportado para Venezuela, el cual asciende a 80 taxa troglobios y algo más de 700 especies cavernícolas.

TROGLOBIOS

Hasta la realización del presente estudio, eran pocas las cavidades venezolanas que contaban con una o unas pocas especies troglobias. El número mayor de troglobios para una cueva individual ascendía a 4 taxa y correspondía precisamente a la cueva de Los Laureles. En este trabajo hallamos 13 taxa troglobios en Los Laureles, 8 en la Cueva Grande de A. Göering, y 10 en Coycoy de Uria.

Los troglobios son los organismos cavernícolas que han desarrollado en más alto grado una serie de adaptaciones (en su anatomía, fisiología, metabolismo y etología) que los hacen particularmente aptos para desenvolverse en el medio hipógeo, completando todo su ciclo de vida en el ambiente profundo de las cuevas y estando restringidos al medio subterráneo. Sus peculiares características, denominadas troglomorfismo, han alcanzando un grado mayor de modificaciones que el de otros miembros de sus respectivos grupos zoológicos, lo que se refleja en sus fenotipos (Galán & Herrera, 1998). Las modificaciones habitualmente incluyen caracteres constructivos y regresivos, producto de su adaptación al medio; entre ellos los más comunes son: elongación y estilización del cuerpo y apéndices, aumento de la dotación sensorial no-óptica (quimiorreceptores, higrorreceptores y mecanorreceptores), aumento de la permeabilidad corporal con adelgazamiento de los tegumentos y pérdida de la pigmentación melánica, capacidad anfibia, reducción y atrofia del aparato ocular y centros nerviosos asociados (con la consiguiente anoftalmia), bajo metabolismo, bajo consumo de oxígeno por unidad de tiempo, pocos descendientes, largo desarrollo embrionario, etapas larvales contraídas, vida más pausada con frecuentes períodos de letargo, gran longevidad, resistencia al ayuno, hábitos alimentarios polívoros, estrategia de vida de la K (especialistas, capaces de desenvolverse con un moderado flujo de energía), baja tasa reproductiva, tamaños poblacionales comparativamente bajos, resistencia a condiciones ambientales adversas y extremas (Galán, 1993, 1995; Galán & Herrera, 1998).

Adicionalmente, aunque hay un proceso actual de colonización de las cuevas y troglobios recientes, muchos de ellos pertenecen a linajes antiguos, relictos de épocas pasadas, cuyos parientes más próximos han desaparecido de la faz de la Tierra. Por consiguiente, resultan ser especies de gran valor filogenético y biogeográfico. Algunos de los troglobios hallados pertenecen a grupos zoológicos que son los únicos representantes vivientes de sus respectivos grupos en Sud América.

Las distribuciones de las especies troglobias a menudo son muy restringidas, tratándose de formas endémicas no sólo para el país sino incluso exclusivas de zonas kársticas de reducida extensión. Por lo que su valor para la biodiversidad global es también considerable. Por ello no extraña, como veremos a continuación, que las especies troglobias halladas sean distintas para los distintos karsts y cuevas estudiadas.

Las formas troglobias de Los Laureles incluyen los siguientes taxa: (1) Una nueva especie de Oligochaeta Enchytraeidae de 12 mm de talla, completamente depigmentada (color blanco), que habita en los bancos del río en la zona profunda. (2) Una especie de isópodo terrestre Philosciidae, *Prosekia* sp., depigmentada, de 2-4 mm de talla, con ojos vestigiales. (3) Una numerosa población del cangrejo Pseudothelphusidae *Chaceus caecus* Rodríguez & Bosque, 1990, especie troglobia que habita también en otras cuevas de las cuencas del Guasare y Socuy. (4) Una nueva especie troglobia de pseudoescorpión de la familia Cheiridiidae, de 8 mm de talla, la cual carece de ojos y de pigmentación melánica. Este hallazgo constituye el primer reporte de pseudoescorpiones troglobios para la fauna de Venezuela. (5) Un representante del orden Schizomida, de pequeña talla (3,5 mm), con apéndice caudal corto, depigmentado y carente de ojos, perteneciente a la familia Schizomidae. Se trata también de una nueva especie, primer representante troglobio para este grupo hallado en Venezuela. Habita sobre sedimentos arcillosos, en la zona más profunda de la cavidad, cerca del sifón terminal. (6) Una especie de araña de la familia Sparasiidae que habita en el ambiente profundo, carece completamente de ojos y posee tegumentos translúcidos. Este hallazgo constituye el primer reporte de araneidos troglobios para Venezuela. (7-8) Dos especies troglobias de opiliones Agoristenidae, cf. *Trinella*. Las dos son muy estilizadas y carecen de ojos, siendo una de ellas blanca (cf. *Trinella troglobia* Pinto Da Rocha, 1996) y la otra, levemente más robusta, de tenue coloración corporal anaranjada, pero igualmente sin ojos ni vestigio de ellos. (9) Una especie de milpiés de pequeña talla, Ophistospermorpha, depigmentada y carentes de ojos. Se trata sin duda de una nueva especie troglobia y primer reporte de troglobios para este grupo en Venezuela. (10) Una nueva especie troglobia de Collembola Entomobryomorpha, de la familia Tomoceridae, de pequeña talla (LT: 0.5-0.8 mm), depigmentada y anoftalma. (11) Una especie de Orthoptera, que provisionalmente asignamos a Raphidophoridae (con algunas dudas). Es de pequeña talla, acentuadamente depigmentada y carece de ojos. Es el primer troglobio para este grupo en Venezuela y resulta abundante a todo lo largo de la galería del río, donde desempeña un importante papel en la ecología trófica de la cueva. (12) Una especie de Blattodea de pequeña talla (5 mm), depigmentada y microftalma, fue hallada en los depósitos de semillas de guácharos. Los ejemplares son adultos, depigmentados, con largas antenas, ojos diminutos (forma microftalma), y difieren completamente de la otra especie troglófila de Blattodea existente en la cueva. El conjunto de caracteres, para su grupo, nos inclina a considerar que es una forma troglobia, tan troglomorfa como otras especies troglobias descritas de Blattodea. Este hallazgo constituye la segunda especie troglobia de Blattodea reportada para Venezuela (la primera, *Paranocticola venezuelana* Bonfils, Blattellidae, es también una forma troglobia microftalma). (13) En Los Laureles habitan cinco especies troglófilas de peces y la forma troglobia *Ancistrus galani* Pérez & Vilorio, 1993 (de la familia Loricariidae), especie depigmentada, con vestigios de ojos (recubiertos por la piel y probablemente no funcionales), sólo conocida de esta cavidad.

Las formas troglobias de la Cueva Grande de A. Göering incluyen los siguientes taxa: (1) Una especie de isópodo terrestre Trichoniscidae, completamente depigmentada y anoftalma, de 4-7 mm de talla. (2-3) Dos especies troglobias distintas de pseudoescorpiones. Una de 8 mm de talla, sin ojos, depigmentada, con pedipalpos largos pero robustos, perteneciente a la familia Cheiridiidae. La otra, de la familia Chthoniidae, es diminuta, de 2 mm de talla, sin ojos, completamente depigmentada y de cuerpo elongado. En ambos casos se trata de especies nuevas para la Ciencia. Ambas son abundantes en los depósitos de semillas, donde alcanzan densidades medias de 96 ejemplares por m². (4) En la zona profunda de la cavidad, sobre sedimentos arcillosos, fue encontrado un Schizomida, 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 del segundo representante troglobio para este grupo en Venezuela. (5) Una especie de Chilopoda Scolopendridae sin duda alguna troglobia. Alcanza 2,5 cm de talla, es bastante estilizado, poco pigmentado (color ámbar quitinoide), no posee ojos ni vestigios de ellos. 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. (6) Una nueva especie de tisanuro Zygentoma, de la familia Nicoletiidae, 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 (estado de Bahía, 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. (7) Una especie de colémbolo Entomobryidae, de 2-3 mm de talla, depigmentada, carente de ojos, estilizada y con furca larga. (8) Una especie troglobia de pez Trychomycteridae, pertenecientes al género *Trichomycterus*, completamente depigmentada y sin ojos, de 5 cm de talla. Sus caracteres morfológicos muestran considerables diferencias con las especies más cercanas de este género de la Cueva del Guácharo, por lo que se presume que se trata de una especie distinta, nueva para la Ciencia.



Toma de muestras en praderas de semillas germinadas (para su estudio en laboratorio) y colecta directa de fauna en la periferia de los depósitos de semillas y guano de guácharos. Cueva Los Laureles. Nótese la altura que alcanzan las plántulas depigmentadas, la fuerte pendiente de los depósitos de semillas y su abrupta terminación sobre el cauce inferior, donde las crecidas lavan los rellenos de semillas cada vez que aumenta el nivel de las aguas.



Dos especies de quirópteros de la Cueva Los Laureles (arriba *Lonchorhina aurita*, Phyllostomidae, de largo apéndice nasal; debajo el Mormoopidae *Pteronotus parnellii*) y el crustáceo decápodo *Chaceus caecus* (cangrejo troglóbico de la familia Pseudoscorpionidae, debajo derecha).

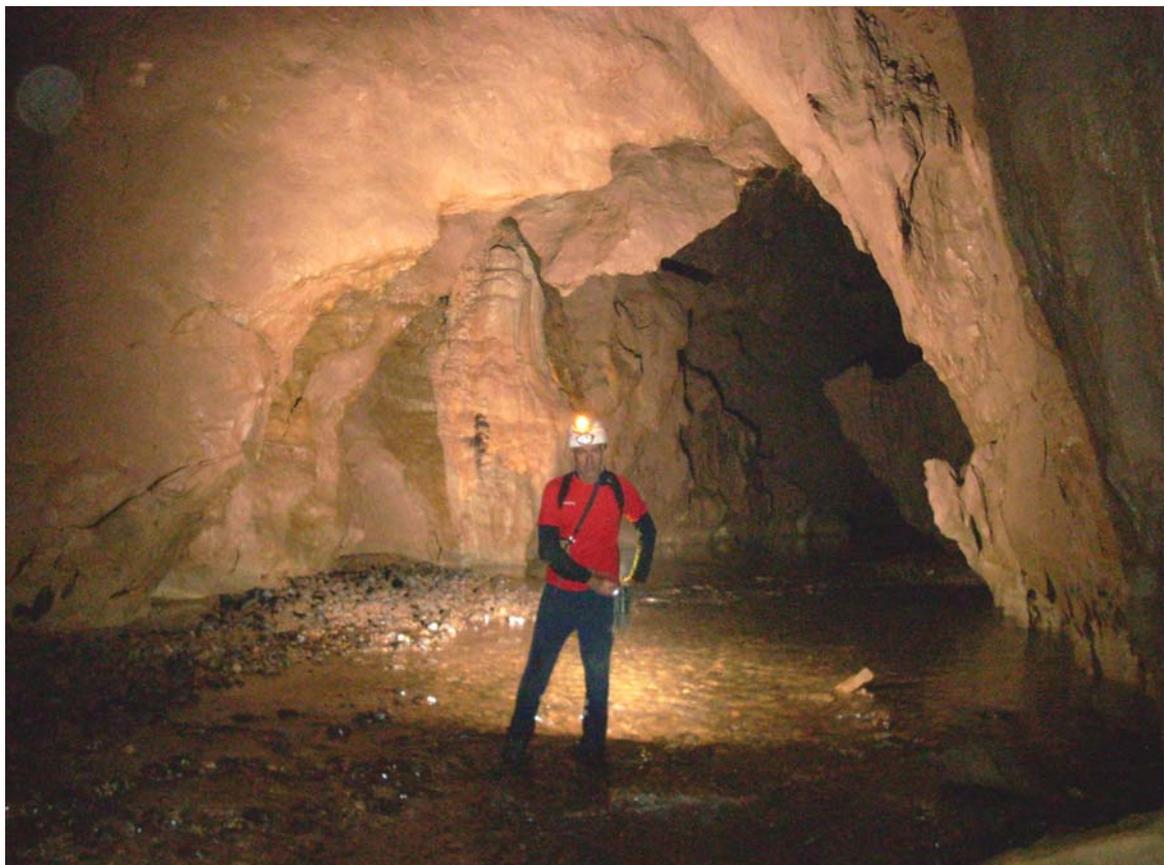
Las formas troglobias de Coycoy de Uria incluyen los siguientes taxa: (1) Una especie de isópodo terrestre: *Neosanfilippia venezuelana*, Brian, 1957, de la familia Sphaeroniscidae, hallada por capturas directas pero también muy abundante en las muestras de guano de guácharo, donde alcanza densidades de 294 individuos/ m². (2) Una especie de pseudoescorpiones, de la familia Cheliferidae, forma troglobia, depigmentada y sin ojos, de 4-5 mm de talla; posee pedipalpos robustos, más largos que la longitud del cuerpo, de color quitina, y abdomen amarillento más claro. Apareció en alto número en una mancha parietal (con hasta más de 40 individuos/m²) y en las muestras de guano (307 individuos/m²). (3) Una especie de gran talla de amblypygio: *Charinides (Speleophrynus) tronchonii* (Ravelo, 1975), de la familia Charontidae. Posee una coloración pálida, carece de ojos centrales y los ojos laterales son reducidos, probablemente no funcionales. (4) Una nueva especie troglobia de diplópodo Polydesmida de la familia Peridontodesmidae, de 22 mm de talla. Es depigmentado y carece completamente de ojos; posee expansiones laterales características en los 18 segmentos del cuerpo; sus antenas son cortas, pero en general su morfología es delicada (tegumentos adelgazados) y elongada. Fue colectada directamente en sedimentos del suelo y paredes y en la proximidad de un cebo. (5) Relativamente abundante en la cavidad es la presencia de un dipluro Campodeidae troglobio, cf. *Lepidocampa juradoi*. Se encuentra tanto sobre suelos y base de paredes en la zona profunda como en la guanífera y aparece en las muestras de guano fresco con una densidad de 336 individuos por m². (6) Una especie troglobia de colémbolo Isotomidae, la cual carece completamente de ojos y se presenta en bajo número en los rellenos de semillas. (7) En la cavidad habitan 4 especies diferentes de ortópteros de la familia Gryllidae, tres de ellos de la subfamilia Gryllinae y un cuarto de la subfamilia Phalangopsinae (o Phalangopsidae, incluidos en Oecanthidae, versus Brues et al., 1954). Tres son troglófilos, pero una forma microftalma de Gryllinae (sp.1) es sin duda troglobio. Es una forma depigmentada, microftalma (con 60 lentes corneales por ojo) y antenas 5,5 veces más largas que el cuerpo; es muy abundante en el ambiente profundo no-guanífero de la cavidad. (8-9) Los coleópteros son un grupo abundante en la cavidad, con 10 especies troglófilas y 2 troglobias. Las 2 especies troglobias pertenecen a la familia Ptiliidae; ambas son depigmentadas y carentes de ojos, de 1 y 0,6 mm de talla, respectivamente, pero claramente diferentes. Se trata sin duda de dos especies nuevas para la Ciencia, primeros representantes troglobios de esta familia para la fauna de Venezuela y Sudamérica. En cuanto a su abundancia numérica, Ptiliidae troglobio sp.1 alcanza densidades de 125 ejemplares/m², mientras que Ptiliidae sp. 2, de menor talla, es poco abundante, con una densidad de 3 ejemplares/m². (10) Una especie de opilión Phalangodidae: *Vima chapmani* Rambla, 1978, predador troglobio, sólo conocido por 3 ejemplares colectados en 1973 (Chapman, 1980), en pasajes remotos de la zona profunda de tres cuevas distintas de la Sierra San Luis (Coycoy, El Trueno, y Zárraga); es una especie con ojos reducidos pero pigmentados (microftalma), cuerpo depigmentado y apéndices elongados. La especie no fue hallada durante el presente estudio, pero ello no es de extrañar ya que se trata de una especie de hábitos crípticos, por lo que no siempre es factible encontrarla durante una campaña de prospección. Un resumen de los taxa troglobios es presentado en la Tabla 3.

Tabla 3. Listado de los 31 taxa troglobios hallados en las tres cuevas muestreadas, ordenadas por grupos taxonómicos.

Grupo Zool.	Los Laureles	Cueva Grande	Coycoy de Uria
Oligochaeta	Enchytraeidae: n.sp.	-	-
Isopoda	Philosciidae: <i>Prosekia</i> n.sp.	Trichoniscidae: n.sp.	Sphaeroniscid: <i>Neosanfilippia venezuelana</i>
Decapoda	Pseudothelphus: <i>Chaceus caecus</i>	-	-
Pseudoscorpiones	Cheiridiidae: n.sp.1	Cheiridiidae: n.sp.2.	Cheliferidae: n.sp.
Pseudoscorpiones	-	Chthoniidae: n.sp.	-
Schizomida	Schizomidae: n.sp.1	Schizomidae: n.sp.2	-
Amblypygi	-	-	Charontidae: <i>Charinides tronchonii</i>
Araneae	Sparasiidae: n.sp.	-	-
Opiliones	Agoristenidae: <i>Trinella troglobia</i>	-	Phalangodidae: <i>Vima chapmani</i>
Opiliones	Agoristenidae: <i>Trinella</i> n.sp.2	-	-
Diplopoda	Ophistospermorpha: n.sp.	-	Peridontodesmidae: n.sp.
Chilopoda	-	Scolopendridae: n.sp.	-
Collembola	Tomoceridae: n.sp.	Entomobryidae: n.sp.	Isotomidae: n.sp.
Diplura	-	-	Campodeidae: <i>Lepidocampa juradoi</i>
Thysanura	-	Nicoletiidae: <i>Cubacubana</i> n.sp.	-
Orthoptera	Raphidophoridae: n.sp.	-	Gryllidae: Gryllinae n.sp.1
Blattodea	Blattellidae?: n.sp.	-	-
Coleoptera	-	-	Ptiliidae: n.sp.1
Coleoptera	-	-	Ptiliidae: n.sp.2
Peces	Loricariidae: <i>Ancistrus galani</i>	Trychomycteridae: n.sp.	-



El pez troglobio *Ancistrus galani* (Loricariidae) y detalles de capturas de peces con malla en el río subterráneo de Los Laureles. En la imagen superior izquierda, se observa en la roca-caja fósiles de ostras, característicos de la caliza de la Formación Maraca, Grupo Cogollo (de edad Cretácico temprano). En la imagen inferior izquierda, muestreo de sedimentos en playas del río para estudio en laboratorio de fauna intersticial.



Río subterráneo de la Cueva de Los Laureles. Zona profunda.

Las especies troglóbias halladas incluyen: un oligoqueto (1 Oligochaeta), cuatro crustáceos (3 Isopoda, 1 Decapoda), diez arácnidos (4 Pseudoscorpiones, 2 Schizomida, 1 Amblypygi, 1 Araneae, 2 Opiliones), dos diplópodos (2 Diplopoda), un quilópodo (1 Chilopoda), cinco apterigotos (3 Collembola, 1 Diplura, 1 Thysanura), cinco insectos pterigotos (2 Orthoptera, 1 Blattodea, 2 Coleoptera), y dos Peces. Siete especies ya han sido adecuadamente descritas, pero las 24 restantes constituyen especies nuevas para la Ciencia, en proceso de descripción por especialistas de sus respectivos grupos. Entre las formas troglófilas, algunas son también nuevas especies, pero resulta prematuro avanzar su número.

Tal vez lo más significativo a resaltar es el hallazgo de troglóbios en grupos que no contaban previamente con especies troglóbias descritas para la fauna de Venezuela, como es el caso para Oligochaeta, Pseudoscorpiones, Schizomida, Araneae, Diplopoda, Chilopoda, Diplura, Thysanura, Orthoptera, y varias familias de otros órdenes (isópodos Trichoniscidae; colémbolos Tomoceridae, Entomobryidae, Isotomidae; ortópteros Gryllidae; coleópteros Ptiliidae).

Entre la fauna troglófila también destaca el hallazgo de grupos previamente no-reportados, como: Protura, Zoraptera, Thysanoptera, Neuroptera, Odonata, Ephemeroptera. Y numerosas familias en otros órdenes.

BIOMASA Y ABUNDANCIA NUMERICA

Las especies que viven en los ecosistemas estudiados están desigualmente representadas. Algunas son muy abundantes, otras raras. Algunas incluyen millones de individuos, otras sólo decenas. De igual modo su peso relativo en el balance global de biomasa es muy variable. En animales de pequeño tamaño, como artrópodos cavernícolas, los datos de biomasa resultan más claros y fáciles de entender que los referidos al número de individuos, ya que las especies de pequeña talla, aunque puedan ser muy numerosas, representan en peso una fracción mucho menor que pocos ejemplares de especies de talla grande. El objeto de este trabajo es dar una visión tanto de la abundancia numérica de las poblaciones de las distintas especies y grupos zoológicos, como de su biomasa, y a la vez aportar información cuantitativa que sirva para comparar los datos de cada cavidad con las de otras cavernas en otras regiones del país y del globo.

En las Tablas 4, 5 y 6, se presenta un resumen sintético para cada una de las cuevas estudiadas. Los datos están en orden decreciente, e incluyen sólo a los principales grupos. Un análisis completo y detallado de todos los datos obtenidos (por especies y grupos taxonómicos) ha sido presentado en los trabajos previos sobre cada cavidad (Galán et al., 2009a; 2009b; Herrera et al., 2009), a los que remitimos al lector que desee ampliar información.

Tabla 4. Cueva de Los Laureles. Abundancia numérica y biomasa de los principales grupos taxonómicos. Los datos están en orden decreciente, a la izquierda (columnas 1 a 4) en número de individuos y a la derecha (columnas 5 a 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	4.953.600	72,772	72,772		Peces	433.860	56,00	56,00
Mollusca	1.118.940	16,438	89,210		Aves	180.030	23,24	79,24
Coleoptera	340.350	5,000	94,210		Orthoptera	97.504	12,59	91,83
Orthoptera	119.980	1,763	95,973		Decapoda	40.800	5,27	97,10
Diptera	68.025	0,999	96,972		Amblypygi	7.280	0,94	98,04
Blattodea	41.120	0,604	97,576		Chiroptera	6.810	0,88	98,92
Collembola	36.420	0,535	98,111		Mollusca	2.238	0,29	99,21
Opiliones	33.600	0,497	98,608		Acari	1.982	0,26	99,47
Hymenoptera	15.520	0,228	98,836		Coleoptera	1.948	0,25	99,72
Peces	13.972	0,205	99,041		Blattodea	801	0,10	99,82
Thysanoptera	13.284	0,195	99,236		Araneae	495	0,013	99,833
Isopoda	11.656	0,171	99,407		Pseudoscorpiones	288	0,006	99,839
Araneae	11.525	0,169	99,576		Opiliones	230	0,003	99,842
Lepidoptera	6.720	0,099	99,675		Diptera	83	0,011	99,853
Pseudoscorpiones	5.760	0,085	99,760		Chilopoda	72	0,010	99,863
Isoptera	5.000	0,073	99,833		Isopoda	70	0,009	99,872
Chilopoda	3.640	0,053	99,885		Collembola	63	0,008	99,880
Restantes grupos		0,11			Restantes grupos		0,12	
TOTALES	6.807.048		100%			774.732		100%

Destaca en número de individuos que los grupos mejor representados en **Los Laureles** son los ácaros (casi 5 millones de individuos, de 17 especies, pero su peso sólo representa el 0,26% del total), moluscos (1,1 millones, de 2 especies, con un 0,29% en peso), insectos (647 mil individuos, de 40 especies, con un 12,98% en peso, pero correspondiendo el 12,59% a sólo 2 especies de ortópteros). El total de invertebrados alcanza 6,79 millones de individuos (pero los ácaros y moluscos del guano suponen 6,07 millones, sumando el resto de invertebrados 720 mil individuos). Por último, los vertebrados (con 14,6 mil individuos, de 11 especies), representan el 80,12% de la biomasa, siendo muy elevado el número de peces (de 6 especies distintas, incluyendo el troglobio *Ancistrus galani*, de la familia Loricariidae). Los peces representan por sí solos el 56% de la biomasa total.

620 kg (el 80,12% de la biomasa) es debida a poblaciones de vertebrados, particularmente peces troglófilos. El 19,88% restante (154 kg) corresponde a invertebrados, jugando un papel dominante por su biomasa los Orthoptera y Crustacea Decapoda. En orden decreciente, los grupos con mayor peso son: peces (56%), aves (23,2%), Orthoptera (12,6%), crustáceos Decapoda (5,3%), Amblypygi (0,94%) y quirópteros (0,88%). Estos 6 grupos representan en peso el 98,92% de la comunidad, mientras que el conjunto de los restantes grupos taxonómicos sólo representa el 1,08% del total. Entre estos últimos, en proporciones mucho más bajas, se encuentran Mollusca, Acari, Coleoptera, Blattodea, Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Diptera, Chilopoda e Isopoda. Numéricamente son también abundantes los Collembola e Hymenoptera.

Para **Cueva Grande** el espectro faunístico cambia notoriamente. 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.

Pero en cuanto a biomasa, el 77,7% de la misma (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, Escorpiones, 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 5 se presenta la abundancia de los distintos grupos en orden decreciente, por número de individuos y biomasa.

Tabla 5. Cueva Grande de Anton Göering. 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	%	% Acum	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%

En la **Cueva Coycoy de Uria** los grupos mejor representados en número de individuos son los ácaros (24 millones de organismos, de al menos 6 especies), seguidos por los colémbolos (12 millones, de 4 especies, incluyendo un troglóbulo Isotomidae), pseudoescorpiones (3 millones, de 2 especies, una de ellas troglóbulo), pequeños coleópteros y sus larvas (2,7 millones, de al menos 12 especies distintas, incluyendo dos especies troglóbulo de Ptiliidae), y dípteros Campodeidae (1,2 millones de una única especie troglóbulo). Estos cinco grupos suman 43,2 millones de individuos (el 96% de la fauna).

En conjunto los insectos representan 16,7 millones de individuos, los arácnidos 27,3 millones (de los cuales 24,2 millones son ácaros del guano), los crustáceos Isopoda 930 mil, quilópodos y diplópodos 28 mil, moluscos 15 mil y aves 35.

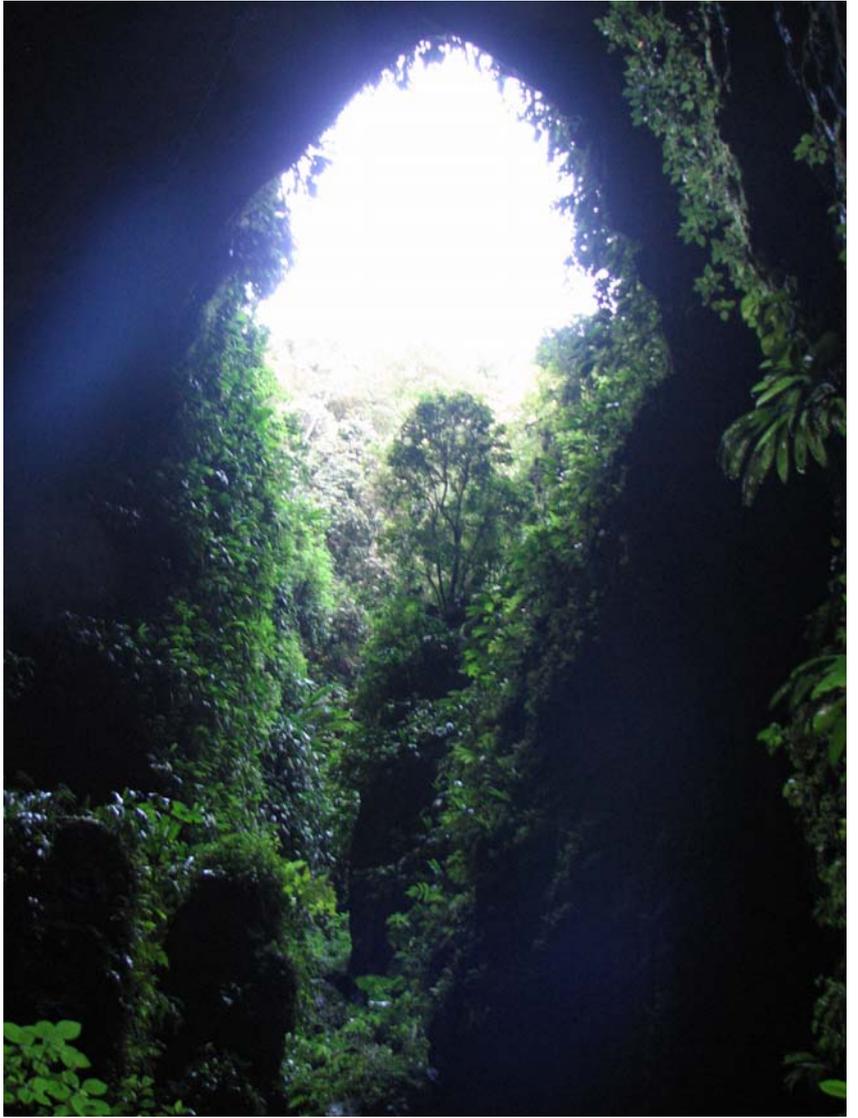
Pero si ahora nos referimos a qué representan los distintos grupos y especies con respecto a su biomasa, el espectro faunístico cambia sustancialmente, como puede verse en la Tabla 6. El 35,74% de la biomasa (39,5 kg) es debida a los ortópteros, que resultan conspicuos en todos los ambientes de la cavidad. Le siguen por su biomasa: los guácharos, con el 13,3% (14,7 kg); coleópteros (fundamentalmente habitantes de los rellenos de semillas y guano de guácharos) con el 12,3% (13,61 kg); los colémbolos con el 9,6% (10,61 kg); los ácaros con el 4,38% (4,84 kg), los pseudoescorpiones con el 4,35% (4,81 kg); los araneidos con el 4,31% (4,77 kg). Los restantes grupos contribuyen en proporciones más bajas.

En conjunto los insectos pesan 75,3 kg, los arácnidos 16,3 kg, los guácharos 14,7 kg, quilópodos y diplópodos 2,17 kg, isópodos 1,38 kg, y moluscos 0,68 kg.

Los ortópteros (con 4 especies, una de ellas troglóbulo) son el grupo de mayor biomasa, considerablemente, y a la vez poseen una población relativamente numerosa. En la Tabla 6 se presenta la abundancia de los distintos grupos en orden decreciente, por número de individuos y biomasa.

Tabla 6. Cueva Coycoy de Uria. Abundancia numérica y biomasa de los principales grupos taxonómicos. Los datos están en orden decreciente, a la izquierda (columnas 1 a 4) en número de individuos y a la derecha (columnas 5 a 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	%	% Acum	Grupo	Biomasa	%	% Acumul
Acari	24.232.668	53,91	53,91	Orthoptera	39.510	35,74	35,74
Collembola	12.052.032	26,81	80,72	Aves	14.700	13,30	49,04
Pseudoscorpiones	3.030.318	6,74	87,46	Coleoptera	13.610	12,31	61,35
Coleoptera	2.704.904	6,02	93,48	Collembola	10.608	9,60	70,95
Diplura	1.169.299	2,60	96,08	Acari	4.846	4,38	75,33
Isopoda	930.848	2,07	98,15	Pseudoscorpiones	4.812	4,35	79,68
Hymenoptera	290.386	0,65	98,80	Araneae	4.770	4,31	83,99
Diptera	191.982	0,43	99,23	Dermaptera	4.654	4,21	88,20
Lepidoptera	89.188	0,198	99,428	Diplopoda	1.958	1,77	89,97
Orthoptera	87.895	0,196	99,624	Diptera	1.865	1,69	91,66
Dermaptera	58.178	0,129	99,753	Isopoda	1.384	1,25	92,91
Diplopoda	27.975	0,062	99,815	Amblypygi	1.073	0,97	93,88
Araneae	27.749	0,062	99,877	Hymenoptera	872	0,79	94,67
Psocoptera	18.372	0,041	99,918	Opiliones	820	0,74	95,41
Restantes grupos		0,082		Restantes grupos		4,59	
TOTALES	44.951.467		100%		110.550		100%



Karst de Mata de Mango. Tras un día de marcha, 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.



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

Para el conjunto de las tres cavidades, puede apreciarse que varios grupos de meiofauna del guano de guácharos tienen poblaciones numéricamente muy importantes (p.ej. los ácaros), pero representan una fracción menor en cuanto a biomasa. Una comparación entre los grupos de mayor biomasa para las distintas cuevas es presentada en la Tabla 7.

Tabla 7. Comparación de los grupos dominantes por su biomasa (en g) en cada cueva individual (sólo incluye 14 grupos).

Los Laureles			Cueva Grande			Coycoy Uria		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Grupo	Biomasa	%	Grupo	Biomasa	%	Grupo	Biomasa	%
Peces	433.860	56,00	Aves	2.100.000	54,916	Orthoptera	39.510	35,74
Aves	180.030	23,24	Roedores	786.200	20,560	Aves	14.700	13,30
Orthoptera	97.504	12,59	Diplopoda	506.790	13,253	Coleoptera	13.610	12,31
Decapoda	40.800	5,27	Isopoda	159.190	4,163	Collembola	10.608	9,60
Amblypygi	7.280	0,94	Peces	72.000	1,883	Acari	4.846	4,38
Chiroptera	6.810	0,88	Coleoptera	57.074	1,493	Pseudoscorp.	4.812	4,35
Mollusca	2.238	0,29	Acari	44.400	1,161	Araneae	4.770	4,31
Acari	1.982	0,26	Chiroptera	13.180	0,345	Dermaptera	4.654	4,21
Coleoptera	1.948	0,25	Decapoda	12.890	0,337	Diplopoda	1.958	1,77
Blattodea	801	0,10	Amblypygi	12.812	0,335	Diptera	1.865	1,69
Araneae	495	0,063	Orthoptera	12.500	0,327	Isopoda	1.384	1,25
Pseudoscorp.	288	0,037	Collembola	10.705	0,280	Amblypygi	1.073	0,97
Opiliones	230	0,030	Scorpiones	10.200	0,267	Hymenoptera	872	0,79
Diptera	83	0,011	Araneae	5.908	0,155	Opiliones	820	0,74
<i>Subtotales:</i>		99,96			97,48			95,41
Total cueva:	774.732			3.824.002			110.550	

En las cuevas con colonias de guácharos, las aves representan un importante porcentaje de la biomasa, y también los roedores asociados a los depósitos de semillas, cuando existen colonias de éstos, como es el caso de *Proechimys guairae* Thomas, 1901 (familia Echimyidae), en Cueva Grande, cuya colonia alcanza 2.200 ejemplares. Sin embargo, en el caso de Los Laureles, las importantes poblaciones de peces (que comprenden 6 especies, una de ellas troglobia), hace que este grupo supere en biomasa a la colonia de guácharos. Igualmente significativa resulta la presencia de isópodos, diplópodos, amblypygios y escorpiones en Cueva Grande, o la de cangrejos en Los Laureles (y en menor medida en Cueva Grande). Los ortópteros son un grupo igualmente representativo en todas las cuevas, siendo en Coycoy el grupo dominante. Es de destacar que este último grupo incluye formas troglobias en 2 de las 3 cuevas muestreadas. Las diferencias porcentuales en biomasa ilustran muy bien la diversidad de situaciones para cada ecosistema en concreto. Por último, en la Tabla 8 presentamos un resumen comparado de los datos globales obtenidos en las tres cuevas estudiadas.

Tabla 8. Biodiversidad, biomasa y abundancia numérica comparada de las tres cavidades.

	Los Laureles	Cueva Grande	Coycoy de Uria	Totales
Nº de especies	112	104	72	288
Nº de individuos	6.807.048	43.429.795	44.951.467	95.188.310
Biomasa Total en gramos	774.732	3.824.002	110.550	4.709.284
Km de galerías muestreados	1,8	2,5	1,2	5,5
Áreas muestreadas en m ²	26.580	36.099	23.648	86.327
Biomasa en g/m ²	29,15	105,93	4,67	Promedio: 46,58
Biomasa en Kg / 100 m galerías	43	153	11	Promedio: 69

El dato sintético que mejor refleja, en nuestra opinión, la diferencia entre cavidades es la biomasa por cada 100 m lineales de galerías. El número total de especies representadas, aunque varía de una cueva a otra, no parece ser significativo. De igual modo, el número total de individuos, apenas dice algo. Siendo en cambio por demás significativos los datos comparados de biomasa. Los Laureles contiene una biomasa promedio 7 veces mayor que Coycoy, y la biomasa de Cueva Grande es 35 veces mayor que la de Coycoy. Diferencias que son atribuibles fundamentalmente a las grandes colonias de vertebrados.



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



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

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Entre los factores que más influyen en las diferencias encontradas en diversidad y biomasa, la presencia y tamaño de las colonias de guácharos es fundamental, y las cuevas del país que albergan ingentes colonias de guácharos sin duda son las de mayor biomasa. Además de la región de Caripe - Mata de Mango y de la Sierra de Perijá, existen colonias muy numerosas (de hasta 20.000 individuos) en cuevas en cuarcita de los tepuys de Guayana, en el sur de país.

En los karsts del norte, existen muchas otras cuevas y simas cercanas a las estudiadas que poseen colonias de guácharos mucho más numerosas que las de Los Laureles o Cueva Grande, como es el caso de la Cueva del Samán (en el Socuy) o la Cueva del Guácharo (en Caripe) y la Sima de Los González y otras grandes cavernas de la región de Mata de Mango. En adición, en épocas de cría las concentraciones de guácharos (adultos y pollos) se incrementan hasta máximos sorprendentes. El aporte de frutos y semillas que traen los adultos para alimentar a los pichones es entonces mucho más cuantioso y ello da lugar a auténticas explosiones de vida, con incrementos asombrosos en la biomasa y número de las poblaciones cavernícolas.

Los roedores, habituales en muchas cuevas de Venezuela, también incrementan sus poblaciones cuando la disponibilidad de semillas y plántulas germinadas es mayor, en dichas épocas de cría.

Un grupo poco destacado en este estudio es el de los quirópteros, ya que en las cuevas muestreadas las colonias de éstos son poco numerosas. Pero en muchas cuevas del país los quirópteros pueden presentar colonias de decenas a cientos de miles de ejemplares, y en tales casos su contribución a la biomasa global de esas cuevas es también considerable.

Los peces constituyen un grupo muy bien representado en las cuevas que son hidrológicamente activas. Además, es un grupo de vertebrados que habitualmente incluye formas troglófilas y troglobias. Algo parecido ocurre con varios grupos de crustáceos, particularmente decápodos e isópodos acuáticos, los cuales son abundantes y poseen formas troglobias en muchas cuevas activas. Hemos visto que para Los Laureles, los peces constituyen el grupo dominante en biomasa. Ello ocurre también en otras cuevas de Perijá asociadas al curso bajo y medio de los ríos de la Sierra, muy ricos en ictiofauna. Pero en los pequeños ríos y quebradas subterráneas de muchos karsts en zonas altas de montaña, su representación, aunque conspicua, es relativamente mucho menor en biomasa, debido a que están en conexión hidrológica con redes hídricas de menores caudales y menos ricas en ictiofauna.

Los factores abióticos y bióticos constituyen así una trama, interactiva, donde unos factores influyen sobre otros. La litología, grado de karstificación y clima, determinan la excavación de conductos en el karsts y la creación de grandes redes de galerías subterráneas. Si las galerías son amplias (de gran diámetro y volumen) es frecuente que sean pobladas por guácharos (en otros casos por quirópteros), y el aporte energético de éstos a las cuevas trae consigo incrementos notables en diversidad y biomasa. Algo parecido ocurre entre las características hidrológicas (dependientes a su vez del tipo y grado de karstificación) y la presencia de grandes poblaciones de peces y crustáceos.

No obstante, como en todo karst la infiltración dispersa es considerable, ésta aporta materia orgánica particulada y disuelta desde los ecosistemas de superficie hacia el endokarst. Y esta es probablemente la base fundamental que sostiene la constitución de ecosistemas subterráneos. En situaciones locales, de karsts y sistemas de cuevas que poseen infiltración concentrada en forma de sumideros, o bien por la existencia de grandes bocas de simas y cuevas abiertas en la selva, ingresan al ecosistema hipógeo ingentes cantidades de restos orgánicos de origen vegetal (y también animal). Lo que suele suponer un enriquecimiento en nutrientes para el conjunto del endokarst.

En muchos ríos subterráneos las crecidas hidrológicas aportan materia orgánica muy diversa, en forma de biofilms y depósitos de crecida, y éstos aportes resultan muy importantes para la trama trófica de la cueva. A veces los restos vegetales son muy visibles, como grandes troncos, restos fragmentados de plantas, frutos y semillas que son arrastrados a galerías profundas, donde incluso germinan en oscuridad total, o resultan degradados por el crecimiento de hifas de hongos y poblaciones de bacterias. Pero otras veces, restos finamente divididos (o disueltos), procedentes de drenes y sistemas anexos del acuífero profundo, constituyen un aporte trófico que alimenta poblaciones de microfauna, la que a su vez resulta entonces utilizable por invertebrados milimétricos y organismos mayores. La fertilización periódica por las crecidas subterráneas contribuye así a enriquecer no sólo las biocenosis acuáticas, sino también las terrestres que se alimentan de tales depósitos orgánicos entre las gravas, arenas y sedimentos de los bancos de los ríos y zonas periódicamente inundadas.

Este conjunto de factores introduce una gran heterogeneidad en el endokarst, que en parte depende de la configuración y características morfológicas locales de las distintas galerías y partes de las cuevas, pudiendo contener una misma cavidad secciones con condiciones desde eutróficas a oligotróficas, con mayor o menor riqueza de recursos, y mayor o menor diversidad y biomasa. Las cuevas estudiadas, con independencia de los guácharos, contienen así zonas y sectores con características muy variables. Y dada la movilidad que caracteriza a los animales, aunque puedan tener biotopos preferidos y lugares idóneos para la reproducción y el descanso, es frecuente que a lo largo de su ciclo de vida realicen infinidad de desplazamientos (de exploración, búsqueda de alimentos o búsqueda de pareja), facilitada por su eficiente dotación sensorial no-óptica (principalmente quimiorreceptores), lo cual les permite detectar sobre largas distancias concentraciones muy bajas de muy diversos elementos. La presencia de materia orgánica utilizable condiciona la de detritívoros y está a su vez la de predadores, existiendo múltiples interacciones cruzadas.



Colectando fauna en paredes de roca y repisas, con biofilms y depósitos de crecida. Cueva Grande, Galería del Río.



Un ejemplar del roedor *Proechimys guairae* y colectando quirópteros con malla de neblina. Sector final de la Galería de la Ermita (Cueva Grande de Anton Göering).

Sirva como ejemplo el grupo de los ortópteros, bien representado en las cuevas estudiadas, donde contiene de modo habitual poblaciones numerosas. Son detritívoros voraces, que acuden con prontitud a todo tipo de cebos. Pero a la vez sostienen a muy diversos organismos, que predan sobre sus distintas fases de vida. Grandes amblypygios y escorpiones predan sobre los adultos más grandes; quilópodos y araneidos sobre ejemplares de menor talla y juveniles; muchos otros invertebrados pueden también alimentarse sobre juveniles, formas larvianas y huevos, que se encuentran con frecuencia entre guijarros, gravas y arenas en los bancos de los ríos, o utilizar sus producciones y desechos. El guano de ortópteros en forma de pellets o pequeños agregados es un recurso orgánico poco tenido en cuenta, pero es una fuente orgánica adicional para organismos diminutos.

Similares consideraciones podrían hacerse para otros grupos, como colémbolos, pequeños coleópteros y sobre todo ácaros. Las comunidades de ácaros del guano son muy diversas e incluyen con frecuencia un elevado número de especies (17 en Los Laureles, 25 en Cueva Grande, 8 en Coycoy), en densidades considerablemente altas (7.914 individuos por m² en Coycoy). Por lo que su número total es muy elevado (hasta 24 millones para Coycoy y 20 millones para Cueva Grande). Las familias de ácaros identificadas en los rellenos de semillas (incluidas en 4 subórdenes distintos) comprenden formas fitófagas, detritívoras, saprófagas, fungívoras y predadores tanto de otros ácaros como de pequeños insectos, por lo que configuran (junto a colémbolos, pseudoescorpiones, coleópteros, y otros insectos diminutos) ecosistemas en miniatura. Los grupos taxonómicos son muy semejantes a los que presenta el medio hemiedáfico (hojarasca y suelo del bosque).

En este sentido, siempre nos ha parecido muy inadecuado el uso del término "guano" para referirse a los aportes de frutos, semillas y cáscaras, que traen los guácharos a las cuevas. Ya que el porcentaje real de excrementos de las aves es ínfimo, mientras que los residuos vegetales (frescos y en distintos grados de descomposición) constituyen con facilidad más del 95%. Los frutos y semillas traídos para alimentar a los pichones caen al suelo tras ser regurgitados por la boca, aún sin digerir o desprovistos de su pulpa. Y muchas semillas germinan y generan praderas subterráneas de plántulas depigmentadas. La fauna presente en los rellenos de semillas no es tampoco exclusiva de éstos, ya que muchos de los grupos de invertebrados (detritívoros y fitófagos) se encuentran también sobre restos vegetales que ingresan a través de simas o arrastrados por las aguas. Pueden servir como ejemplo los isópodos terrestres, diplópodos y colémbolos, abundantes sobre muy diversos residuos vegetales. Adicionalmente, tanto sobre las semillas como sobre restos orgánicos, son frecuentes crecimientos de micelios de hongos, cuyas esporas ingresan a la cueva por vía aérea (aeroplancton). Estos sirven de alimento a muchos otros grupos, como dípteros fungívoros, y probablemente también a muchos ácaros, colémbolos, o incluso pequeños coleópteros y larvas de ellos, como ha sido señalado por varios autores para cuevas de México (Palacios-Vargas & González-Malacara, 1983). La presencia de detritívoros y fitófagos condiciona a su vez la extraordinaria abundancia de grupos de predadores, estando constituidos éstos principalmente por diversos órdenes de arácnidos, quilópodos y varias familias de coleópteros predadores.

La alta diversidad y abundancia de fauna es así condicionada por una trama de factores. La diversidad taxonómica parece variar poco, sin importar las condiciones tróficas, ya que hasta cuevas fósiles que a simple vista parecen oligotróficas, pueden contener una diversidad apreciable. Pero la biomasa y abundancia numérica de las poblaciones sí guarda una relación estrecha con la disponibilidad de recursos tróficos, incluso los representados por las propias especies cavernícolas. Lo más significativo en cuanto a biomasa, en las cuevas estudiadas, son los aportes debidos a vertebrados, principalmente guácharos, pero también peces, quirópteros y roedores. Las comunidades de artrópodos y roedores asociadas a los montículos de semillas constituyen sin duda un rasgo singular de los karsts del norte de Venezuela.

En cuevas de zona templada muy ricas en fauna el número total de taxa raramente alcanza 70-80 especies distintas (incluyendo micro y meiofauna terrestre y acuática, a menudo colectada con diversos sistemas de trapeo, cebos y filtrado de muestras). Y el número de troglobios para cuevas individuales raramente pasa de 15-20 especies, situación muy común en regiones de alta diversidad del N de España, SE de Francia, N de Italia, los Balcanes (países de la antigua Yugoslavia), Rumania, o los karsts de Alabama (USA) y regiones lávicas de Japón (Galán, 1993, 2006; Culver et al., 2006). Por consiguiente la diversidad hallada en las cuevas estudiadas del N de Venezuela resulta considerablemente alta y equiparable o mayor que la de regiones templadas ricas en fauna cavernícola de Eurasia y Norteamérica. Reportes de más de 100 taxa distintos para cuevas individuales son raros en la bibliografía espeleológica mundial (p.ej. Camacho, 1998, cita un total de 81 especies -en 15 grupos zoológicos- para la cavidad más grande de la península ibérica y la mejor conocida desde el punto de vista faunístico, la Cueva de Ojo Guareña (en Burgos, de más de 100 km), de los que 43 son ácaros y 9 microfauna acuática). Nuestros datos, como ha sido dicho, no incluyen el estudio de microfauna terrestre y acuática.

El nº de taxa troglobios, en cambio, si bien está resultando ser mucho más elevado que el previamente conocido para cuevas de Venezuela, está en un rango de diversidad media-alta, en comparación con cuevas de zona templada.

La biomasa global de las cavidades estudiadas sí es extremadamente elevada y supera en 2 ó 3 órdenes de magnitud los valores de biomasa de cuevas en zona templada. El valor más alto obtenido es el de Cueva Grande, de 3.824 kg ó 153 kg por cada 100 m lineales 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 á 0,05 g/m², por lo que nuestros datos suponen una magnitud media más de 2 mil veces superior (2,1 á 3,5 mil veces superior) (Galán, 1993; Galán et al., 2009b; Novak & Kustor, 1981). Estos datos constituyen por consiguiente los más altos valores de biomasa reportados hasta la fecha para fauna de cuevas a nivel mundial.



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



Las galerías “fósiles” son conductos abandonados por la actividad hídrica, excepto pequeñas filtraciones dispersas, que originan espeleotemas. Estos ambientes calmos en la zona profunda parecen desprovistos de vida, pero en ellos habitan troglobios. Las imágenes corresponden a la Cueva del Guácharo (Caripe). Un ambiente similar lo presenta la Cueva Coycoy de Uria.

Adicionalmente, la biomasa de Cueva Grande se incrementa 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 valores de más de 8 mil kg. Otras cuevas de Mata de Mango y Perijá, con mayor abundancia de fauna (p.ej. la Sima de Los González o la Cueva del Samán), probablemente superan los datos de Cueva Grande y Los Laureles tanto en biodiversidad como en biomasa. Esto hace de las cuevas de estas regiones uno de los hot-pots de fauna cavernícola más significativos a nivel mundial. Estudios como los de Culver et al. (2006), que analizan las zonas del mundo con mayor diversidad de troglobios, destacan la importancia de conservar tales hot-pots, ya que ellos concentran los más altos valores de biodiversidad de fauna cavernícola, por lo cual resultan del más alto interés para la conservación de la biodiversidad global del país y del planeta.

Los datos obtenidos en las cuevas estudiadas, muestran la presencia de ecosistemas de alta diversidad, con más de 280 taxa cavernícolas, 31 especies troglobias y más de 24 especies nuevas para la Ciencia. Además, su biomasa resulta extraordinaria y alcanza los valores más altos hasta ahora reportados para fauna de cuevas a nivel mundial. Muchos otros aspectos de gran interés ecológico y evolutivo plantean interrogantes y permanecen en espera de ser estudiados. Por lo que se trata de zonas con un enorme potencial de investigación. 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 de alto interés.

Nuestra principal conclusión es que los ecosistemas subterráneos estudiados, particularmente los de las regiones de Mata de Mango y Sierra de Perijá, contienen valores biológicos sin paralelo, y tales regiones kársticas y las cuevas que contienen constituyen algunos de los hot-pots de fauna cavernícola más significativos por su biomasa y diversidad a nivel mundial.

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de este 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. Agradecemos especialmente al Centro de Ecología del IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas) y su personal técnico, por su apoyo logístico y facilidades de laboratorio. De igual modo queremos expresar nuestra gratitud a todos los investigadores del IVIC, Instituto de Zoología Tropical de la UCV, Departamento de Biología de Organismos de la USB, Sociedad Venezolana de Espeleología, y Sociedad de Ciencias Aranzadi (España), que de un modo u otro nos han aportado su ayuda, bien sea en los trabajos de campo, identificaciones taxonómicas, aporte de ideas, críticas y sugerencias. Entre ellos a: Carlos Bosque, Angel Viloria, Franco Urbani, Joaquim Astort, Edgar Trejo, Marian Nieto, Douglas Mora, Pío Antonio Colmenares, Rubén Candiz, Juan Carlos Navarro, Héctor Suárez, Jesús Mavárez, Maribel Ramos.

BIBLIOGRAFIA

- BASTIDAS, R. & Y. ZABALA. 1995. *Principios de Entomología Agrícola*. Univ. Nac. Exper. "Francisco de Miranda", Ed. Sol de Barro, UNEFM, 395 pp.
- BRUES, C.; A. MELANDER & F. CARPENTER. 1954. *Classification of Insects*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge, 108: 1-917.
- CAMACHO, A. I. 1998. La vida animal en el Mundo subterráneo: Habitantes de las Grandes Cuevas y Simas de España. In: Puch, C. Ed. *Grandes cuevas y simas de España*. Espeleo Club de Gràcia & FEE, Barcelona, pp: 19-46.
- CHAPMAN, Ph. 1980. The invertebrate fauna of caves of the Serranía de San Luis, Edo. Falcón, Venezuela. *Trans. British Cave Research Assoc.*, 7 (4): 179-199.
- CULVER, D.; L. DEHARVENG; A. BEDOS; J. LEWIS; M. MADDEN; R. REDDELL; B. SKET; P. TRONTELJ & D. WHITE. 2006. The mid-latitude biodiversity ridge in terrestrial cave fauna. *Ecography*, 29: 120-128.
- HERRERA, F.; A. RINCON; C. GALAN & M. LEIS. 2009. Biomasa y Biodiversidad de la fauna cavernícola de la cueva Coy-coy de Uria (Falcón, Venezuela). *Bol. SVE*, 43: 14 pp. + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 24 pp.
- 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. 2006. Conservación de la fauna cavernícola troglobia de Gipuzkoa: (1) contexto general, biodiversidad comparada, relictualidad y endemismo. *Lab. Bioespeleología S.C. Aranzadi*. Pag. web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 14 pp.
- 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. 2009a. 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.
- GALAN, C.; F. F. HERRERA; A. RINCON & M. LEIS. 2009b. Ecología, Biomasa y Biodiversidad de la Cueva Grande de Anton Göering (karst de Mata de Mango, estado Monagas, Venezuela). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 42: 19 pp (en prensa). Reedit. c/ilustraciones en: Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 47 pp.
- 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 Slovaquie (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.
- SMITH, R. F. & G. SILVA. 1983. *Claves para Artrópodos terrestres del Neotrópico*. Univ. Centrooccid. "Lisandro Alvarado", Barquisimeto, 384 pp.