

## FAUNA CAVERNÍCOLA DE VENEZUELA: UNA REVISIÓN

Carlos GALÁN<sup>1,2,3</sup> & Francisco F. HERRERA<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Sociedad Venezolana de Espeleología. Apartado 47.334, Caracas 1041-A, Venezuela.

<sup>2</sup>Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Apartado 21827, Caracas 1020-A, Venezuela.

<sup>3</sup>Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga. 20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

Recibido en abril de 2007

### RESUMEN

Se presenta una revisión de las especies de fauna identificadas de cuevas de Venezuela, describiéndose las características ecológicas de los karsts y localidades de captura. Se presenta, además, un cuadro general de los distintos grupos taxonómicos de organismos (especialmente para la fauna troglóbica). Se comenta la estructura de las comunidades y algunos rasgos de interés biogeográfico y evolutivo. La mayor parte del material estudiado procede de prospecciones bioespeleológicas efectuadas por miembros de la Sociedad Venezolana de Espeleología a lo largo de 55 años de exploraciones en las cavernas de Venezuela. La fauna cavernícola reportada comprende más de 500 especies, en su mayoría troglófilas, pero también incluye 46 especies troglóbicas e intersticiales, con interesantes colonias de vertebrados troglóxicos, como guácharos, quirópteros y roedores. Las cavernas de Venezuela incluyen biocenosis que se encuentran entre las de mayor biomasa y diversidad a nivel mundial, con más de 100 taxa distintos en algunas cuevas. La alta diversidad a nivel nacional es también debida a que las cuevas se desarrollan en distintas litologías y se distribuyen en varias regiones geográficas (cuevas en caliza -en el Norte del país-, cuevas en cuarcita -en tepuys de la Guayana-, cavidades anquihalinas -en la costa de Falcón-, etc.), con distintos climas y ambientes, siendo predominantes los karsts en selvas húmedas de montaña.

Los ambientes subterráneos tropicales de Venezuela son escenarios ideales para estudiar la adaptación, especialización y evolución de los organismos cavernícolas, lo que permite testar hipótesis y modelos propuestos en ecología evolutiva. A su vez permiten hallar altos niveles de endemismo y nuevas especies, lo cual incrementa su contribución a la biodiversidad global del planeta.

El limitado conocimiento de la fauna asociada al medio subterráneo y los altos niveles de endemismo hallados hasta la fecha, sugieren la importancia de proteger los sistemas kársticos del país y las cuevas que ellos contienen.

**Palabras clave:** Bioespeleología, fauna cavernícola, ecología subterránea, biogeografía, evolución, troglóbicos.

### ABSTRACT

*Venezuela's cave fauna: a review.*

We present a review of the identified Venezuelan cave fauna, together with a brief description of the ecological characteristics of the karsts and the collection localities. It is presented a general picture of the taxonomic groups of cave fauna (especially troglóbites or cave-dwelling organisms).

We present some comments about structure, biogeography and evolution of species and communities. Most of the studied species proceed from bioespeleological surveys and collections accomplished by members of the Venezuelan Speleological Society during 55 years of explorations in Venezuelan caverns. The cave fauna comprises more than 500 species, most of them troglóphilic, but it also includes 46 troglóbites and interstitial species with interesting colonies of troglóxic vertebrates, like oilbirds, bats and rodents. The Venezuelan caverns include biocoenosis with the biggest biomass and diversity in the caves around the world, with more than 100 taxa in some individual caves. Species diversity can also be explained by the existence of caves developed in different lithologies and distributed in various geographic regions (limestone caves -in the North of the country-, quartzite caves -in Guayana tablemountains-, anchihaline caves -in Falcon coast-, etcetera), with several climates and environments, however most of Venezuelan karsts are located in the mountainous rain forests.

The subterranean Venezuelan environments are ideal scenarios for the study of adaptation, specialization and evolution of cave-dwelling organisms in the tropics and a way to test hypotheses and models proposed in evolutionary ecology. In turn, tropical caves permit the discovery of new species and high levels of endemism, which increase its contribution to the global biodiversity.

It is little what we know about cave fauna in the country. Nevertheless, we already know that there are high levels of endemism in this environment. This suggests the importance of preserving our karst systems and the caves they contained.

**Key words:** Biospeleology, cave fauna, subterranean ecology, biogeography, evolution, troglóbites.

### INTRODUCCIÓN

La primera referencia zoológica científica sobre las cavernas de Venezuela es debida a la visita efectuada por Alexander von Humboldt en 1799 a la célebre Cueva del Guácharo en el oriente del país, en la cual recorre 472 m y describe la primera especie para la ornitología venezolana: el guácharo *Steatornis caripensis* (Aves, Caprimulgiformes, Steatornithidae). A continuación, el aporte más importante es el del químico venezolano Vicente Marcano, quien estudia en el siglo XIX más de 30 grutas con depósitos de guano de murciélagos por su interés como fertilizantes agrícolas, reportando además, la presencia de importantes colonias de quirópteros en las cuevas venezolanas.

La espeleología como disciplina científica se inicia en 1952 con la creación de la Sección de Espeleología, estructurada como un departamento más de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SE-SVCN). La Sección funciona hasta marzo de 1967, fecha en la cual es disuelta y todos sus miembros activos fundan la Sociedad Venezolana de Espeleología (SVE), en cuyo seno es formado un Departamento de Bioespeleología que permite sentar las bases para un estudio sistemático de la fauna cavernícola. En el año 2007 se cumplen 55 años de actividades del grupo, con 40 años bajo su denominación actual como Sociedad Venezolana de

Espeleología.

La mayor parte de los trabajos de prospección de cuevas y colecciones bioespeleológicas son efectuados en Venezuela por miembros de la SVE, aunque los materiales colectados serán luego estudiados por muy diversos investigadores, venezolanos y extranjeros, incluyendo a diversos miembros del Departamento de Bioespeleología de la SVE. Igualmente algunos trabajos de colección han sido efectuados en expediciones conjuntas con investigadores de varios países, entre otros con el bioespeleólogo suizo Pierre Strinati; con Traian Orghidan y Vasile Decú, del Instituto de Espeleología Emil Racovitza, de Bucarest, Rumania; con los entomólogos americanos S. Peck y J. Kukalova-Peck; con E. Trajano y P. Gnaspini, del Instituto de Biociências de la Universidad de Sao Paulo, Brasil. En otros casos, los investigadores han contado con la información y colaboración aportada por integrantes de la SVE, como es el caso de la visita del entomólogo italiano Nino Sanfilippo a las cuevas del río Hueque, Falcón, en 1956; la expedición británica de Ph. Chapman en 1973 a la Sierra de San Luis; o la de L. Botosaneanu (ex-integrante del Instituto E. Racovitza de Bucarest y pionero de las exploraciones bioespeleológicas cubano-rumanas efectuadas en los 1960's en Cuba), quien se incorpora a la Universidad de Ámsterdam, Holanda, y realiza una prospección en el karst costero de Mallorquines, junto a J. Stock y S. Van Lieshout.

La mayoría de los trabajos publicados sobre fauna cavernícola de Venezuela corresponden a la descripción de especies nuevas para la Ciencia, que paulatinamente iban siendo descubiertas (al progresar las prospecciones de cuevas y, sobre todo, al progresar el estudio de los materiales colectados). Un importante trabajo de síntesis es producido en 1987 con la publicación de la obra "Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur", co-editada por el Instituto rumano E. Racovitza y la SVE. Un estudio de síntesis sobre la fauna troglobia de Venezuela para 1995 es producido por C. Galán (SVE). En las dos últimas décadas las publicaciones han incluido en mayor extensión trabajos sobre biología, biogeografía, ecología y evolución de especies cavernícolas, a la vez que ha proseguido la descripción de nuevos taxa. Un resumen sucinto es presentado a continuación.

## LAS PROSPECCIONES BIOESPELEOLÓGICAS EN VENEZUELA

El primer trabajo publicado que trata sobre un animal cavernícola es debido a HUMBOLDT & BOMPLAND (1817), quienes describen al guácharo *Steatornis caripensis*, única ave frugívora con hábitos nocturnos del mundo y único representante de la familia Steatornithidae. Tiempo después,

SCHAEFFER (1896) y DENIS (1931) citan 4 colémbolos isotómidos (pertenecientes a los géneros *Folsomia* e *Isotomurus*) de cuevas de Venezuela, los cuales son troglóxenos de amplia distribución geográfica (PALACIOS VARGAS 1989). En 1943, N. Weber describe un himenóptero formícido troglóxeno, *Leptothorax anduzei*, colectado por el médico P. Anduze en una pequeña gruta cerca de Puerto Cabello, estado Carabobo (LINARES & BORDON 1987; DECU *et al.* 1987). En esa misma década el ictiólogo L. Schultz reporta un pez siluriforme Trichomycteridae, colectado por el naturalista W. Beebe en la Cueva del Guácharo, previamente descrito por EIGENMANN (1909) para Guyana como *Trichomycterus guianense*. No obstante la población hipógea de la cueva difiere de la especie tipo, como indican NALBANT & LINARES (1987) y confirmará posteriormente ANDRIANI (1990), tratándose de una especie troglobia distinta.

La década de 1950 puede considerarse como la etapa inicial de la investigación bioespeleológica moderna en Venezuela, ya que a partir de entonces se forma un grupo de trabajo que dará origen al Departamento de Bioespeleología de la SVE. Las prospecciones y colectas se extienden a lo ancho del país abarcando importantes zonas kársticas: la región de El Guácharo y Caripe en Oriente, las montañas de Falcón y la zona central de la Cordillera de la Costa próxima a Caracas.

En 1953, con ocasión del Primer Congreso Internacional de Espeleología, efectuado en París (Francia), E. De Bellard presenta un primer esbozo sobre la fauna hipógea de Venezuela, el cual despierta el interés internacional por las cavernas venezolanas; él publica a continuación varios trabajos (DE BELLARD 1956, 1957), principalmente sobre el guácharo. A su vez C. Bordón impulsa el estudio de los invertebrados cavernícolas, con numerosas colecciones en cuevas; se realiza así el primer recuento entomológico de la Cueva del Guácharo (BORDÓN 1959), a los que seguirán otros en 1965 y 1973, sobre otras importantes cavidades,



Espeleólogos durante la exploración del macizo kárstico de Mallorquines en la costa oriental del estado Falcón.



Juvenil de guácharo (*Steatornis caripensis*). A un lado se observan semillas germinadas provenientes de la alimentación de los pájaros.

como por ejemplo la Cueva Alfredo Jahn (BORDÓN 1973). A partir de los materiales colectados se describirán numerosas nuevas especies para la ciencia, como: *Stelidota guacharensis* Gillogly (Coleoptera, Nitidulidae), *Heterogryllus bordoni* Chopard (Orthoptera, Gryllidae), o *Parasitus bordoni* Nozza (Acari, Parasitidae).

Una gran importancia tiene también la misión del entomólogo italiano N. Sanfilippo a las cuevas del río Hueque, en la Sierra de San Luis (Falcón), donde colecta tres especies estrictamente hipógeas (troglóbias): dos crustáceos, *Neosanfilippia venezuelana* (BRIAN 1957), *Hyaella anophthalma* (RUFFO 1957), y un coleóptero Dytiscidae, *Trogloguignotus concii* (SANFILIPPO 1958). En 1957, Manfredi describe la subespecie *Scolopocryptos ferrugineus guacharensis* (Chilopoda, Cryptopidae troglófilo) de la cueva del Guácharo.

En la década de 1960 reciben un fuerte impulso las investigaciones bioespeleológicas venezolanas, al constituirse formalmente el Departamento de Bioespeleología de la SVE. Entre sus principales miembros se encuentran C. Bordón, O. Linares, W. Perez La Riva, C. Galán, F. Enrech, O. Ravelo, C. J. Naranjo, C. Bosque, P. Aso y P. Soriano, quienes comienzan a investigar la fauna cavernícola de manera sistemática, prospectando una gran cantidad de cavidades en distintas regiones geográficas: zonas montañosas orientales de Caripe y Mundo Nuevo (Monagas) y Guanta (Anzoátegui); zona central próxima a Caracas, con las áreas de Capaya y Birongo (Miranda), cañón del Guaire y La Guairita (en las afueras de Caracas), zona de morros de Paso del Medio, San Sebastián, San Juan de los Morros y Macaira (Aragua y Guárico); zonas de los Andes, como La Azulita (Mérida); zonas áridas y semiáridas de Falcón y Lara; karst costero de Mallorquines y Sierra de San Luis (Falcón); etc. También se produce la visita del bioespeleólogo suizo P. Strinati, en 1968. A partir de

los materiales colectados en estas salidas, los trabajos más relevantes estarán dedicados a la descripción de nuevas especies, entre ellas: la especie troglobia *Colombophiloscia cavernicola* Vandel (Isopoda, Oniscidae) y las especies troglófilas *Adelopsis bordoni* Jeannel (Coleoptera, Catopidae), *Epinanolene guacharensis* Mauriès (Diplopoda, Cambalidae), *Scaphiostreptus linaresi* Mauriès (Diplopoda, Spirotrepsidae), *Fusura civica* Valle & Fox (Acarina, Schizoginidae), *Proisotoma troglobia* Rapoport & Maño (Collembola, Isotomidae). BEIER (1968) cita dos especies de pseudoscorpiones de las cuevas del Guácharo y A. Jahn, *Lustrochernes argentinus* y

*Pachyolpium furculiferum*, respectivamente. En lo que a vertebrados respecta, O. Linares publica numerosas notas sobre quirópteros vivos y restos óseos subfósiles de los mismos, así como sobre la presencia de un roedor Cricétido acuático, *Nectomys squamipes*, de la Cueva del Agua, en Guanta (LINARES 1966, 1967, 1968, 1969, 1969b). J. Ojasti, de la Universidad Central de Venezuela, estudia el ritmo de actividad diaria de un roedor Echímido, *Proechimys guyannensis*, de la Cueva del Guácharo. Además, W. KEMPK (1961) publica una nota sobre el himenóptero *Labidus caecus*, y H. KULZER (1961) describe un coleóptero Tenebriónido, *Phayllus ojastii*, a partir de muestras colectadas por Ojasti en dicha cueva.

Durante la década de 1970, la SVE prosigue las prospecciones biológicas en las zonas previamente citadas, a la vez que realiza exploraciones en zonas kársticas más remotas (Cerro Pintado y cuenca del Guasare, en el Estado Zulia; cuevas en cuarcitas en tepuys de la Guayana venezolana, como Autana, Sarisariñama, Guaiquinima, Sierra de Pacaraima (Urutany) y regiones de Eutobarima, Icabarú y Santa Elena de Uairén), sumándose nuevos integrantes al Departamento, entre ellos R. Sforzina, P. L. Biern y G. Pantchenko. Algunos miembros dejan el país para cursar estudios en el extranjero, pero se reincorporan a finales de esta década, como C. Bosque, O. Linares, F. Enrech y C. Galán. También se establecen contactos con investigadores del Laboratorio Subterráneo del CNRS en Moulis (Francia), el Instituto de Espeleología Emile Racovitza de Bucarest (Rumania), y el entomólogo S. Peck de la Universidad de Carleton en Ottawa (Canadá). Tanto S. Peck como T. Orghidan (del Instituto E. Racovitza) nos visitan y se realiza con ellos expediciones conjuntas, a la vez que se establece el primer convenio científico bioespeleológico internacional entre la SVE y el Instituto E. Racovitza de Rumania, lo que dará lugar a numerosos estudios y publicaciones posteriores. Cabe destacar

que el trabajo conjunto rumano venezolano aborda también el estudio de fauna hipógea transicional, tanto del medio hemiedáfico como del medio acuático intersticial. Por su parte, C. Bordón realiza dos viajes por Sudamérica (en 1972 y 1974), con fines bioespeleológicos, que le permitieron establecer nuevos contactos con instituciones e investigadores. C. Galán, tras cursar estudios en España y colaborar con bioespeleólogos del CNRS, del Museo de Zoología y Universidad de Barcelona, permanecerá hasta finales de 1976 en Argentina, contribuyendo a su vez a los estudios bioespeleológicos en ese país. También destaca por su importancia la expedición británica encabezada por Ph. Chapman a numerosas cuevas de la Sierra de San Luis (Falcón), efectuada en 1973, y que aportó numerosos datos bioespeleológicos (CHAPMAN 1980). Los principales taxa troglobios estudiados y descritos de estas actividades son expuestos en la Tabla 1. Es conveniente destacar que además de estos taxa, son estudiadas numerosas especies troglófilas en los géneros *Wendilgarda* (Araneida), *Vima* y *Pellobonus* (Opiliones), *Tityus* (Scorpionida), *Cryptocellus* (Ricinulei). Trabajos sobre vertebrados (principalmente Quirópteros) y ecología de cuevas son producidos por LINARES (1970, 1971, 1972, 1975), LINARES & LOBIG (1973), LINARES & OJASTI (1974), LINARES & ENRECH (1982). Otros investigadores o colaboradores de la SVE, como RAVELO (1975, 1977), BOSQUE (1978), GONZÁLEZ SPONGA (1974), MUÑOZ CUEVAS (1975), producen a su vez importantes trabajos sobre escorpiones, opiliones, amblypigios y guácharos.

En el transcurso de la década de 1980 se incorporan a la SVE otros biólogos, como A. Galán, F. Herrera y A. Vilorio. Se publican varios trabajos que describen especies nuevas de Opiliones (*Bordonia*) (AVARAM 1981) y de ácaros Hydrachnellae Limnesiidae y Aturidae (ORGHIDAN & GRUIA 1981, 1983; GRUIA 1987). ALVAREZ (1982) aporta una tesis de licenciatura sobre la biocenosis del guano en la Cueva del Agua (Guanta), en la que compara la riqueza de entomofauna entre los guanos de murciélagos y guácharos. En 1982 es efectuada la expedición de la Universidad de Ámsterdam (J. Stock, L. Botosaneanu y S. Van Lieshout) a cavidades anquihalinas en el karst costero de Mallorquines, y otra conjunta del Instituto de Espeleología E. Racovitza de Bucarest y la SVE (T. Orghidan, V. Decu, C. Bordón y otros miembros de la SVE), a diversas cavidades del país. Estas colaboraciones también facilitarán el intercambio con otros especialistas, como: S. Peck, L. Botosaneanu, W. Szymczakowski, J. Mateu, M. Rambla, G. Halffter, J. Mauries, y muchos otros zoólogos, del país y del extranjero. Los materiales colectados y los procedentes de muchas otras colecciones de la SVE, permitirán la descripción de nuevas especies troglobias, de gran interés para la biogeografía del continente sudamericano. Una parte de los resultados de las expediciones rumano-venezolanas es publicada en 1987 en la monografía "Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur", en la que participan más de 20 autores (DECU *et al.* 1987).

Las prospecciones en esta década se extienden a muchos otros importantes karsts que habían recibido escasa atención y colectas, como es el caso de la región de Mata de Mango y La Palencia (entre Caripe y Caripito, Estado Monagas); otros karsts orientales en los estados Sucre, Anzoátegui y Monagas; la extensa región

de afloramientos de caliza de la Sierra de Perijá (Estado Zulia) particularmente en las cuencas del Guasare, Socuy y sus afluentes (donde se encontrarán grandes cavidades, como la Cueva del Samán, Los Laureles, Los Encantos, Sistema Mara, y un largo etc.); así como a diversas simas y cavernas en cuarcita localizadas en los altos tepuys de la cuenca Caroní - Paragua. Aunque las colectas son numerosas, son pocos los estudios publicados. C. GALÁN (1982) produce una nota sobre una nueva especie troglobia de pez Siluriforme de la Cueva el Agua, cercana taxonómicamente a *Synbranchus marmoratus* Bloch. A. GALÁN (1983, 1984) presentará en el Primer Congreso de la FEALC en Cuba, un trabajo sobre los crustáceos anfípodos troglobios de Sudamérica, y su tesis doctoral con un estudio sistemático de los anfípodos de la costa Caribe de Venezuela, en la que se incluyen amplias referencias a las especies troglobias. En C. GALÁN (1988, 1991) aparecen igualmente referencias sobre la fauna del Sistema Mara (Zulia) y karst de Mata de Mango (Monagas). ANDRIANI (1990) realiza un estudio de la población hipógea del pez Siluriforme *Trichomycterus cf. guianense* de la Cueva del Guácharo, comparándola con la población epígea de *T. guianense* de la quebrada exterior, mostrando que existen significativas diferencias morfológicas, osteológicas y ecológicas entre ambas. Es necesario mencionar igualmente las investigaciones de S. PECK, J. KUKALOVA-PECK & C. BORDÓN (1989), efectuadas en 1987 en la Cueva del Guácharo, donde son encontrados 21 taxa de Coleópteros troglófilos y troglógenos. El hallazgo de numerosas colonias de guácharos en el período 1978-1986 conlleva a la publicación de una actualización de la distribución de las mismas a nivel nacional, por BOSQUE (1986). Además, BOSQUE & RAMÍREZ (1988) describen migraciones locales de guácharos en el área de Caripe, relacionadas con su ciclo reproductivo y necesidades tróficas. A su vez, MORGAN, LINARES & RAY (1988) describen dos nuevas especies de vampiros fósiles del Neotrópico, incluyendo a *Desmodus draculae*, de la Cueva



En los años setenta, Odoardo Ravelo se dedicó al estudio de los frinos, describiendo dos especies de amblypigidos troglobios: *Charinus (Speleophrynus) tronchonii* y *Charinus (Speleophrynus) bordoni*.

del Guácharo, la cual es la especie más grande de vampiro que ha existido.

La década de 1990 comienza con la identificación de 34 especies de ácaros Oribátidos de biotopos hemiedáficos, colectados durante las expediciones venezolana-rumanas, de las cuales son descritas tres especies nuevas para la ciencia (CALUGÁ 1990). En el Departamento de Bioespeleología de la SVE algunos miembros dejan la actividad pero otros siguen y se producen nuevas incorporaciones, destacando la continuidad de C. Bosque, C. Galán, F. Herrera, A. Viloria, y la incorporación para el 2000 de O. Villareal, A. Rincón y M. Ramos, entre otros. Así mismo se establecen colaboraciones con diversos investigadores del Museo de Zoología de la Universidad del Zulia, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Universidad Central de Venezuela y Museo de Historia Natural de la Fundación La Salle, entre los que podemos mencionar a A. Pérez, T. Barros, G. Rodríguez, J. De Marmels, C. Donascimento, F. Provenzano, C. Schmidt y H. Escalona. Muchos otros miembros de la SVE apoyan y colaboran activamente en los trabajos de colección biológica durante las exploraciones, sumando su esfuerzo a un trabajo en equipo; entre ellos podemos mencionar a J. Lagarde, R. Carreño, J. Astort, J. Nolla, E. Bolón, L. Lanier, F. Blanco y muchos otros.

RODRÍGUEZ & BOSQUE (1990) describen una nueva especie troglobia de cangrejo Pseudothelphusidae, *Chaceus caecus*, colectada por miembros de la SVE en la Cueva de Punto Fijo (Sierra de Perijá), donde convive con la especie troglófila *Ch. motiloni* y con una indescrita especie troglobia de peces Trichomycteridae. Los trabajos bioespeleológicos prosiguen en nuevas regiones y cavidades que progresivamente explora la SVE. Así en 1991 es efectuada una expedición conjunta vasco-venezolana a Mesa Turik (parte central de Perijá), con la colecta de 150 especies hipógeas y epígeas de esta remota meseta y cuyos primeros resultados aportan nueve especies nuevas para la ciencia. Los nuevos taxa incluyen peces, ofidios, saurios, cangrejos, odonatos y colémbolos (GALÁN *et al.*, 1992; VILORIA *et al.*, 1992). BOSQUE & PARRA (1992), GUTIÉRREZ (1994) y LENTINO (1990) producen nuevos trabajos sobre la biología del guácharo, su eficiencia digestiva, dieta, requerimientos nutritivos de los pichones, y variabilidad genética entre distintas poblaciones de Venezuela. VILORIA (1993) y KANAAR (1993) publican trabajos, respectivamente, sobre lepidópteros hallados en cuevas venezolanas, y sobre coleópteros Histeridae colectados por la SVE en las cuevas de Mesa Turik, incluyendo una nueva especie. A su vez TRAJANO & GNASPINI (1993) resumen los resultados de una expedición conjunta efectuada por la SVE a las cuevas de El Samán y Los Laureles (Perijá), a la que fueron invitados ambos investigadores del Instituto de Biociências de la Universidad de Sao Paulo (Brasil). La comunidad de El Samán mostró una gran diversidad, reportándose más de 100 taxa de invertebrados, la mitad de ellos coleópteros; 40 taxa resultaron nuevos para cuevas venezolanas (aunque muchas de ellas sólo están identificadas a nivel de familia o de género), siendo muy raras las formas troglobias terrestres.

PÉREZ & VILORIA (1993) describen una nueva especie de pez Loricariidae troglobio de la Cueva de Los Laureles, *Ancistrus*

*galani*, la cual constituye la segunda especie troglobia de esta familia, resultando ésta más troglomorfa que *A. cryptophthalmus* de Brasil. En el Sur de Perijá, región del Río de Oro y Río Aricuaizá, una salida conjunta SVE - S.C.Aranzadi, permitió explorar las cuevas de Inshká Troá y Orro, y en la región de Machiques, la cueva de Toromo, con importantes hallazgos de fauna troglobia, como el nuevo género y especie *Zulialana coalescens*, un crustáceo isópodo de la familia Cirolanidae, grupo éste de antiguo origen marino desconocido previamente en las aguas continentales de América del Sur (BOTOSANEANU & VILORIA 1993). Los trabajos en Perijá también permitieron el hallazgo y descripción de nuevas especies troglobias de cangrejos y peces. ROCA (1994) resume su tesis doctoral sobre la ecología y conservación del guácharo en la zona de Caripe, estudiando su conducta alimentaria, desplazamientos (seguidos por radio-telemetría) y fluctuación numérica de sus colonias. Este estudio, aunado a las exploraciones realizadas por miembros de la SVE a la región de Mata de Mango durante décadas, favorecieron la ampliación en más de 60.000 ha del Parque Nacional El Guácharo ocurrida en 1989, con el objeto de proteger más integralmente a esta ave. RODRÍGUEZ & HERRERA (1994) describen un nuevo cangrejo troglófilo de Turik, *Chaceus turikensis*, con notas adicionales sobre la forma troglobia *Chaceus caecus*, la cual es encontrada en otras cuevas de la cuenca del Socuy.

Los trabajos de esta década, además de la descripción de las especies colectadas, empiezan a incluir mayor número de datos biológicos, ecológicos y diversas consideraciones e hipótesis evolutivas. C. GALÁN (1995) produce una sinopsis de lo conocido hasta ese momento sobre la fauna cavernícola troglobia de Venezuela, en la cual aborda la biología, ambiente, distribución y evolución de 22 taxa troglobios (anfípodos Hyalellidae y Hadziidae, cinco familias distintas de isópodos, decápodos Pseudothelphusidae, amblypygios Charontidae, dos familias de opiliones, colémbolos, blatarios, tres familias de coleópteros y otras tres de peces), señalando a su vez la existencia de al menos 8 nuevas especies troglobias adicionales, aún indescritas (y ello sin contar a otras especies troglomorfas, pero no de cavernas, sino del medio intersticial o microfauna del edáfico). Los datos para esta fecha cambian completamente el espectro faunístico previo, destacando que la Sierra de Perijá (Zulia) posee el mayor número de troglobios (9 especies), seguida de Falcón (8 especies), y de la región oriental (Anzoátegui-Monagas) con 5 taxa. El trabajo muestra que no existe una correlación significativa entre las distribuciones encontradas y las condiciones ambientales, tróficas, o evolutivas en los distintos grupos zoológicos. Mas bien, la fauna troglobia venezolana muestra que existe una amplia diversidad de situaciones en los modos de colonización del habitat hipógeo y en la adaptación y evolución subterránea de los organismos, las cuales varían considerablemente de un grupo zoológico a otro (GALÁN 1995). A su vez HERRERA (1995) aporta un detallado estudio sobre las comunidades de artrópodos que viven en los rellenos de guano y materia vegetal en las cuevas con colonias de guácharos. Estas comunidades del guano incluyen más de 62 especies distintas (en su mayoría ácaros y coleópteros, pero también isópodos, diplópodos, quilópodos, pseudoescorpiones, araneidos y muchos grupos de



La fauna asociada al guano suele ser diversa y abundante en las cuevas tropicales. Sin embargo, en la cueva Ricardo Zuloaga la dominancia de ácaros es por demás extraordinaria.

insectos), lo que sumado a la fauna cavernícola no-guanífera, hace que la diversidad total de estas cuevas eutróficas supere ampliamente los 100 taxa para una caverna individual. BARROS *et al.* (1996) y BARROS (2000) aportan la descripción de nuevas especies de Mesa Turik, colectadas en la expedición de 1991, entre ellas un lagarto iguánido *Phenacosaurus* y una serpiente colúbrida *Atractus*. PALACIOS VARGAS (1999) aporta a su vez nuevos registros de colémbolos de cuevas venezolanas.

Otra relevante contribución de esta década es un trabajo que aporta nueva teoría sobre la biología de la fauna cavernícola, su especialización y evolución, basándose en evidencias y nuevos datos obtenidos del estudio de cavernícolas de zonas tropicales y organismos de habitats transicionales (GALÁN & HERRERA 1998). El trabajo representa un avance y actualización de la teoría bioespeleológica clásica, la cual se basaba casi exclusivamente en lo conocido sobre cavernícolas de cuevas en caliza de zonas templadas del globo. Dicho trabajo aborda de modo especial el tema de los procesos y mecanismos de especiación que intervienen en la evolución de los seres vivos y, particularmente, en la evolución y especialización que da origen a las formas de vida troglóbias.

La década del 2000 comienza con la publicación de una revisión de la herpetofauna colectada en expediciones de la SVE a cuevas en tepuys de la Guayana Venezolana (GALÁN 2000). El trabajo presenta datos sobre 41 especies de anfibios y reptiles troglógenos, de 34 localidades, muchas de ellas simas de amplias bocas que incluyen un primer nivel iluminado y con vegetación en su fondo, pero a menudo a gran profundidad (-362 m en Sima Aonda, -320 m en Auyantepuy Norte, más de -100 m en muchas otras cavidades). A continuación sigue otra zona en penumbra, con menor variedad de herpetofauna, pero con especies que llegan a penetrar en la zona oscura e isotérmica. El trabajo describe la ecología de las especies presentes en estos ambientes, muchas de las cuales resultaron nuevas para la ciencia. HUBER (2000)

describe a *Blancoa guacharo*, género y especie nuevos de arañas fólidas, procedente del material colectado por S. Peck *et al.*, en 1987, en la Cueva del Guácharo.

DONASCIMENTO *et al.* (2001) describen una nueva especie troglobia de bagre anoftalmo, *Trichomycterus spelaeus*, colectada por miembros de la SVE en 1987 en la Cueva de Punto Fijo (cuenca del Guasare). SCHMIDT (2001) presenta una revisión de los isópodos terrestres Oniscoidea de Venezuela, con 88 taxa, 12 de ellos cavernícolas y al menos 3 troglóbios. A su vez WEKSLER *et al.* (2001) y CORTI *et al.* (2001) producen trabajos sobre varias especies de roedores *Proechimys*, de distintas poblaciones, pertenecientes a 6 especies, de Brasil, Colombia y Venezuela, entre ellas *P. trinitatis*, de la Cueva del Guácharo y *P. guairae*, de la Cueva del Agua.

HERRERA (2002, 2003) publica nuevos trabajos sobre los guácharos: una revisión sobre su mecanismo de ecolocalización y una actualización

de su distribución en el país, los que se suman a los estudios previos de C. Bosque. Las prospecciones de la SVE prosiguen en otras lejanas regiones como la zona de El Culta (pasando Mata de Mango), diversas localidades de Falcón (con el descubrimiento de importantes yacimientos en cueva de vertebrados fósiles) (RINCÓN 2003), el Sistema Mara y otras cavidades en la Fila Maestra de Perijá, frente a La Yolanda. Una expedición helitransportada SVE-SEI (Italia) es efectuada en 2002 al tepuy Wei-Assipu, en la región de Roraima, zona de frontera entre Venezuela y Brasil. En la salida se exploran varias cavidades, localizadas en territorio de Brasil, en la cual habitan guácharos y donde se efectuó un importante trabajo faunístico; entre las especies colectadas se encuentran 10 especies de anuros y opiliones, de las cuales 6 resultaron nuevas (VILLARREAL *et al.*, 2002). VIGNOLI & KOVAYIK (2003) describen una nueva especie de escorpión troglobia del género *Taurepania*, procedente del sistema Aonda Superior, en el Auyantepuy, colectada durante una expedición conjunta SVE-SSI, efectuada en 1992. CAMPOS (2003) realiza una revisión de los cangrejos *Hypobocera* (Pseudothelphusidae) de Colombia; varias muestras de cangrejos dulceacuícolas troglófilos recolectados por miembros de la SVE en las Cuevas de Los Laureles y Los Encantos (cuenca del Socuy) son identificados como pertenecientes a la especie *Hypobocera bouvieri angulata*, que se distribuye en ambas vertientes de la Sierra de Perijá y en la Sierra Nevada de Santa Marta, siendo éste el primer registro de la especie para cuevas venezolanas.

En los últimos años son de destacar varios trabajos paleontológicos sobre vertebrados fósiles en cuevas (y paleoecología de varias regiones del país), de distinta edad (Pleistoceno, Mioceno medio) y distintos orígenes, incluyendo fósiles que provienen del material parental en que están excavadas las cavidades (RINCÓN 2000, 2003; RINCÓN & STUCCHI 2003).

MARTIN *et al.* (2004) y ROJAS *et al.* (2004) aportan nuevos datos sobre la estructura de la retina y capacidad visual de los

guácharos (*Steatornis caripensis*). Destaca que, los ojos de los guácharos poseen muy pocos receptores de tipo cono y muchos de tipo bastoncito (proporción 1:123) dispuestos en una estructura en bancos que es única entre los vertebrados terrestres (aunque se asemeja a la de algunos peces abisales). Esta disposición les permite tener la mayor cantidad de fotorreceptores hasta ahora registrada entre los vertebrados (ca. 1.000.000 de bastoncitos mm<sup>-2</sup>) y la máxima capacidad captadora de luz registrada en toda la clase Aves ( $f = 1.07$ ). También es estudiada su morfología retinal y electrofisiología en comparación con otra especie de Caprimulgiformes del género *Nyctidromus* (aguaitacamino o pauraque). ROJAS-RUNJAIC (2004) describe un nuevo escorpión troglófilo, *Chactas vilorai*, colectado en la Cueva de la Pared Norte (Tashkapa) durante la expedición a Turik. También de Mesa Turik, pero del área epígea donde se instaló el campo base y el helipuerto, ha sido descrita una nueva especie de odonato, *Teinopodagrion turikum* (DE MARMELS 2001). Así mismo de la Cueva-Surgencia del Tigre, en el Guasare, es descrita una nueva especie troglobia de pez Heptapteridae, *Rhambdia guasarensis*, colectada por J. Lagarde y J. Astort (SVE) durante el buceo al sifón de esta cueva efectuado en la salida a Perijá de 1999. Con ésta, pasan a 5 el número de especies troglobias de peces descritos de cuevas de Venezuela.

De las expediciones de la SVE más recientes, GALÁN (2005) presenta una breve nota sobre la fauna cavernícola del Sistema Mara y otras cavidades cercanas de Perijá, destacando el hallazgo de una segunda población del isópodo cirolánido troglobio *Zulialana coalescens* en una nueva galería de Mara 2 (nuevo género y especie previamente sólo conocido en el continente Sudamericano de la Cueva de Toromo) y nuevos hallazgos de peces y cangrejos troglobios (posiblemente *Trichomycterus spelaeus* y *Chaceus caecus*, respectivamente) en varias cuevas de la región.

VILORIA, MILLER & RODRÍGUEZ (2005) han evaluado la situación de conservación de los organismos troglobios y troglófilos de cuevas venezolanas, para su posible inclusión en las listas rojas de la UICN, completando la elaboración de fichas de 17 especies (en su mayoría troglobios) para incluirlas como vulnerables en la próxima edición del Libro rojo de la fauna venezolana. El trabajo incluye numerosos datos biológicos y es una de las primeras propuestas para la conservación de especies cavernícolas de Venezuela, de gran valor biogeográfico y evolutivo, y de enorme interés para la bioespeleología venezolana y mundial.

Cabe destacar que más de 500 especies cavernícolas son hasta ahora conocidas de cuevas de Venezuela, pero existen muchas más colectadas pero aún no descritas adecuadamente. En la Tabla 1 nos limitamos a presentar la información más significativa sobre las especies troglobias y stygobias. También el lector habrá podido detectar que la contribución de las prospecciones biológicas de la SVE se ha extendido a medios transicionales y a biotopos epígeos cercanos a cuevas (sobre todo cuando se ha tratado de expediciones a zonas remotas), lo que a su vez ha permitido el descubrimiento y descripción de nuevos taxa epígeos, contribuyendo de este modo al conocimiento de la biodiversidad del territorio venezolano.

## FAUNA SUBTERRÁNEA

De los distintos hábitats subterráneos de Venezuela, el interés central ha sido dirigido a la fauna de las cavernas, pero también han sido someramente prospectados el medio hemiedáfico, el intersticial fluvial y el medio freático. La mayor parte de las cavernas se desarrollan en caliza y se distribuyen en varias regiones del Norte de Venezuela (extensos karsts en la Sierra de Perijá; región montañosa de Lara y Falcón -con biotopos anquihalinos en la zona costera-; diversos afloramientos en los Andes -incluyendo cuevas en cuarcita en algunos páramos-; pequeños karsts en la región central próxima a Caracas, entre los que destaca el área de Birongo; e importantes karsts en las montañas orientales de Anzoátegui y Monagas). Al Sur del Orinoco se desarrollan importantes karsts en cuarcita, en los tepuys o mesetas de cuarcita de Guayana, donde ya se ha comenzado a encontrar fauna troglófila y troglobia. Una descripción más detallada sobre las zonas kársticas de Venezuela puede consultarse en GALÁN & URBANI (1987). De los aproximadamente 500 taxa identificados, 46 son formas troglomorfas. Grupos zoológicos enteros, sobre todo de micro y meiofauna, apenas han sido investigados. Por lo que es de esperar que trabajos ulteriores permitan aumentar considerablemente el número de especies cavernícolas.

Es también conveniente destacar que las cavernas de Venezuela albergan comunidades y biocenosis, no sólo diversas, sino de gran biomasa. Las colonias de guácharos (distribuidas en todo el país) e ingentes poblaciones de quirópteros, roedores y otros vertebrados troglófilos, están ampliamente representados en las cuevas venezolanas. Estas poblaciones introducen un componente trófico que incrementa considerablemente los recursos disponibles para invertebrados troglófilos y troglobios, dando lugar a ecosistemas subterráneos de gran biomasa y diversidad. Especialmente las cuevas habitadas por guácharos poseen biocenosis que se encuentran entre las de mayor biomasa y diversidad a nivel mundial. Junto a ellas existen muchísimas otras cuevas (y secciones de las mismas) con ambientes oligotróficos y mesotróficos, que poseen interesantes especies de fauna troglobia. Así, Venezuela es no sólo un país megadiverso en sus ecosistemas de superficie, sino que esta megadiversidad se extiende a los hábitats subterráneos. Presentamos a continuación un resumen de los principales grupos zoológicos representados en las cavernas de Venezuela. Seguidamente, en la Tabla 1 se exponen los datos relativos a la fauna troglobia y stygobia.

PLATYHELMINTHES. Algunos raros platelmintos Turbellaria Tricladida, del suborden Terrícola han sido citados de cuevas, pero se trata de un grupo no estudiado. Probablemente lo mismo ocurre para nematelmintos Nematoda y Nematomorpha.

OLIGOCHAETA. De anélidos oligoquetos han sido halladas dos formas troglófilas de Enchytraeidae: *Enchytraeus buchholzi* y *Allobophora* sp., de las cuevas de la Quebrada del Toro y Hueque (en Falcón) y Cueva Caldera (en Miranda). Un Megascolecidae, *Amyntas hawaiianus*, ha sido reportada de la Cueva Los Laureles

**TABLA 1.** Lista de especies troglobias y stygobias de Venezuela para 2007. Siglas utilizadas: Loc = Localización (por estados). An = Anzoátegui. Ar = Aragua. Bo = Bolívar. Fa = Falcón. Gu = Guárico. Me = Mérida. Mo = Monagas. Zu = Zulia. Cat = Categorías ecológicas. T = Troglotio. S = Stygobio. Sa = Stygobio anquihalino. Si = Stygobio intersticial.

	Grupo	Familia	Especie	Loc	Cat	
1	Copepoda	Cyclopidae	<i>Hesperocyclops venezuelans</i> Galassi & Pesce, 1992	Gu	Si	
2	Ostracoda	Cyprididae	<i>Pseudocandona caribbeana</i> Broodbakker, 1983	Fa	Si	
3			<i>Danielocandona lieshoutae</i> Broodbakker, 1983	Gu	Si	
4	Syncarida	Parabathynellidae	<i>Psalidobathynella stocki</i> Schminke, 1979	Fa	S	
5	Isopoda	Anthuridae	<i>Cyathura univam</i> Botosaneanu, 1983	Fa	Sa	
6		Calabozoidae	<i>Calabozoa pellucida</i> Van Lieshout, 1983	Ar	Si	
7		Cirolanidae	<i>Zulialana coalescens</i> Botosaneanu & Viloría	Zu	S	
8		Sphaeroniscidae	<i>Neosanfilippia venezuelana</i> Brian, 1957	Fa	T	
9		Oniscidae	<i>Colombophiloscia cavernicola</i> Vandel, 1969	Mo	T	
10		Philosciidae	* <i>Prosekia undescrip. sp.</i> Trajano & Gnaspini, 1993	Zu	T	
11	Amphipoda	Bogidiellidae	<i>Bogidiella neotropica</i> Ruffo, 1952	Gu	Si	
12		Hadziidae	<i>Metaniphargus venezuelanus</i> Stock & Botosaneanu, 1983	Fa	Sa	
13		Hyaellidae	<i>Hyaella anophthalma</i> Ruffo, 1957	Fa	S	
14	Decapoda	Pseudothelphusidae	<i>Chaceus caecus</i> Rodríguez & Bosque, 1990	Zu	S	
15			* <i>Eudaniella undescrip. sp.</i> Galán, 1995	Mo	T	
16	Scorpiones	Chactidae	<i>Taurepania trezii</i> Vignoli & Kovayik, 2003	Bo	T	
17	Amblypygi	Charontidae	<i>Charinus (Speleophrynus) tronchonii</i> (Ravelo, 1975)	Fa	T	
18			<i>Charinus (Speleophrynus) bordoni</i> (Ravelo, 1977)	Zu	T	
19	Opiliones	Agoristenidae	<i>Trinella (Vima) chapmani</i> (Rambla, 1978)	Fa	T	
20			<i>Trinella (Vima) azulitai</i> (Rambla, 1978)	Me	T	
21			<i>Trinella (Phalangozea) bordoni</i> (Muñoz-Cuevas, 1975)	Zu	T	
22			<i>Trinella (Phalangozea) troglobia</i> Pinto Da Rocha, 1996	Zu	T	
23	Acari	Argasidae	<i>Antricola silvai</i> Cerni, 1967	Fa	T	
24	Hydrachnellae	Limnesiidae	<i>Rheolimnesia tronchonii</i> Orghidan & Gruia, 1983	Ar	Si	
25		Aturidae	<i>Neomamersa apophylonga</i> Gruia, 1987	Mo	Si	
26			<i>Axonopsella henrechi</i> Orghidan & Gruia, 1981	Mo	Si	
27			<i>Axonopsella linaresi</i> Orghidan & Gruia, 1981	Mo	Si	
28			<i>Axonopsella bordoni</i> Orghidan & Gruia, 1981	Mo	Si	
29			<i>Neoaxonopsella caripense</i> Orghidan & Gruia, 1981	Ar	Si	
30		Anisitsiellidae	<i>Rutacarus angelieri</i> Orghidan & Gruia, 1983	Ar	Si	
31			<i>Nilotonia simoni</i> Orghidan & Gruia, 1983	Ar	Si	
32		Diplopoda	Trichopolydesmidae	* <i>Undescrip. gen. et sp.</i> Chapman, 1980	Fa	T
33		Collembola	Onychiuridae	<i>Onychiurus acuitlapanensis</i> Palacios & Deharveng, 1982	Zu	T
34	Orthoptera	Raphidiophoridae	* <i>Undescrip. gen. et sp. 1.</i> Chapman, 1980	Fa	T	
35			* <i>Undescrip. gen. et sp. 2.</i> Galán, 1995	Zu	T	
36	Blattaria	Blattellidae	<i>Paranocticola venezuelana</i> Bonfils, 1987	Fa	T	
37	Coleoptera	Dytiscidae	<i>Trogloguignotus concii</i> Sanfilippo, 1958	Fa	S	
38		Catopidae	<i>Neotropospeonella decui</i> Pace, 1983	Mo	T	
39		Carabidae	<i>Speleodesmoides raveloi</i> Mateu, 1978	Zu	T	



40	Pisces	Loricariidae	<i>Ancistrus galani</i> Pérez & Vilorio, 1993	Zu	S
41		Trichomycteridae	* <i>Trichomycterus cf. guianense</i> Andriani, 1990	Mo	S
42			<i>Trichomycterus spelaeus</i> Donascimento et al., 2002	Zu	S
43			* <i>Trichomycterus undescrip. sp. 1.</i> Galán, 1995	Zu	S
44			* <i>Trichomycterus undescrip. sp. 2.</i> Galán, 1995	Mo	S
45		Heptapteridae	<i>Rhamdia guasarensis</i> Donascimento et al., 2004	Zu	S
46		Synbranchidae	* <i>Synbranchus cf. marmoratus</i> Galán, 1982	Zu	S

**Nota:** □

son troglobios o s□

respondientes a los estados Guárico y Aragua) proceden de regiones sin cuevas cercanas.

co; todas ellas

en la cuenca del río Socuy, estado Zulia.

**MOLLUSCA.** En muchas cuevas se acumulan conchas vacías de diversos caracoles terrestres de preferencias calcófilas, probablemente arrastrados por las aguas de infiltración (o caídos por gravedad) al interior de las cavidades. Particularmente frecuentes son los grandes caracoles *Stylommatophora* de la familia *Bulimidae*. De la Cueva del Guácharo y otras cuevas de Caripe y Mata de Mango han sido citados: *Plekocheilus (Bulimus) funcki*, *P. fulminans*, *Aperostoma (Austrocyclotus) stramineum*, *A. fasciatum*. Las dos primeras son especies comestibles, que aún consumen los descendientes Chaimas en la región. En otras zonas del país han sido hallados: *Strophocheilus (Bulimus) oblongus*, *S. ovatus*, y formas menores, como *Bulimulus multilineatus*. Gasterópodos *Subulinidae* han sido citados de la Cueva del Samán. Muchos otros gasterópodos vivos suelen ser encontrados en la zona de entrada de las cuevas (troglóxenos), pero se trata de un grupo poco estudiado.

**ONYCHOPHORA.** Un espécimen indeterminado de onicóforo fue colectado sobre sustrato rocoso en la Cueva del Samán (Zulia). En la Sierra de San Luis (Falcón) varias veces han sido observados ejemplares aislados de *Onychophora Peripatidae*.

**COPEPODA.** Varias especies son conocidas de cuevas y del medio freático intersticial: *Macrocyclops albidus* Jurine (1920), troglóxeno filético de la Cueva de Camburales; *Hesperocyclops venezuelanus* (GALASSI & PESCE 1992), copépodo stygobio del intersticial de Guárico; y otras indescritas especies troglófilas.

**OSTRACODA.** Son conocidas tres especies, dos stygobias (*Pseudocandona caribbeana* y *Danielocandona lieshaultae*) y una troglófila (*Strandesia venezolana*), de una cueva anquihalina en la península de Morrocoy, Falcón.

**SYNCARIDA.** Un syncárido stygobio, *Psaldobathynella stocki*, ha sido descrito de una surgencia en Falcón.

**ISOPODA.** Varios isópodos stygobios son conocidos de Venezuela siendo los únicos representantes de sus respectivos

grupos en el continente Sudamericano. *Cyathura univam*, *Anthuridae*, de un biotopo anquihalino en una cueva de la costa de Falcón; *Zulialana coalescens*, nuevo género y especie de cirolánido de varias cuevas en Perijá (la Cueva de Toromo, en la zona central, y varias cuevas en la cuenca baja del Guasare); *Calabozoa pellucida*, nuevo género y especie que pertenece a una nueva familia, *Calabozoidae*, y nuevo suborden de isópodos, *Calabozoidea*, de aguas freáticas del intersticial de Guárico. Recientemente ha sido descrita una segunda especie para este suborden (*Pongycarcinia xiphidiourus*, MESSANA *et al.*, 2002) procedente de las aguas subterráneas de una cueva geológicamente muy antigua en el Estado de Bahia, Brasil.

Han sido hallados Isópodos terrestres pertenecientes a varias familias, algunos de ellos troglobios: *Neosanfilippia venezuelana* (*Sphaeroniscidae*), de las cuevas de Hueque (Falcón); *Colombophiloscia cavernicola* (*Oniscidae*), de la Cueva Quijano y Cueva del Guácharo (en Caripe, Monagas); *Prosekia* sp. (*Philosciidae*), de la Cueva del Samán y Cueva Los Laureles (en la cuenca del Socuy, Perijá). Son conocidas también formas troglófilas en las familias *Squamiferidae* (*Venezilio truncorum*), de la cueva Alfredo Jahn; *Platyarthridae* (*Trichorina papillosa*, *T. tomentosa*), de las cuevas del Guácharo, El Samán y Los Laureles; *Ligiidae* (*Geoligia simoni*), del Samán; *Oniscidae* (ind.), de guano de la Cueva del Guácharo.

**AMPHIPODA.** Es conocida la especie stygobia *Hyaella anophthalma*, *Hyaellidae*, de las cuevas de Hueque, y la forma troglófila *Hyaella cf. meinerti* Stegging (1899), de varias cuevas de Falcón. El grupo también incluye a la forma stygobia anquihalina *Metaniphargus venezuelanus*, único representante de la familia *téthya* *Hadziidae* en las aguas subterráneas de Sudamérica. Una forma stygobia del medio freático, *Bogidiella neotropica* Ruffo (1952) (*Bogidiellidae*), fue hallada en un biotopo freático intersticial de Guárico.

**DECAPODA.** Las especies troglófilas de cangrejos *Pseudothelphusidae* son comunes en las cuevas venezolanas, particularmente *Eudaniella garmani*, en Anzoátegui y Monagas, *Chaceus motiloni*, *Chaceus turikensis* e *Hypolobocera bouvieri angulata*, en la Sierra de Perijá. *Chaceus caecus*, de varias



Camarón de agua dulce en un gour de la cueva El Zumbador, estado Falcón. Poco se conoce de este grupo en ambientes cavernícolas, aunque a diferencia de los cangrejos, no han sido hallados individuos evidentemente troglomorfos.

cavernas en las cuencas del Guasare y Socuy, resultó el primer cangrejo stygobio para América del Sur. Existe además una indescrita especie stygobia de *Eudaniella* de la sima de Narciso, en el karst de Mata de Mango, y otra probable de la Cueva de Quijano, en Caripe. Diversas especies de camarones de agua dulce, troglóxenos y troglófilos, han sido también observadas en los ríos subterráneos de Birongo (Miranda) y otros karsts. Probablemente de trate de palaemónidos *Macrobrachium* o afines. Pero este grupo aún no ha sido estudiado.

**SCORPIONES.** Los escorpiones también son frecuentes en cuevas venezolanas, y sobre todo son muy abundantes en aquellas con acúmulos de madera y restos vegetales. Dos formas troglófilas de Buthidae, *Tityus falconiensis* y *T. monaguensis* han sido descritos por González Sponga, de cuevas de Falcón y Monagas respectivamente. Formas troglófilas y troglófilas de Chactidae son conocidas de la Sierra de Perijá. *Chactas vilorai* Rojas-Runjaic (2004) ha sido descrita de una caverna en Turik; *Chactas vanbenedeni* Gervais es una forma troglófila de la Cueva del Samán y *C. yupai* González Sponga habita en otras cavernas y biotopos de superficie. Recientemente ha sido descrita una especie troglobia, *Taurepania trezzii* Vignoli & Kovayik (2003) de cuevas en cuarcita en el sistema Aonda Superior, en el Auyantepuy.

**PSEUDOSCORPIONES.** Hasta ahora han sido pocos los pseudoescorpiones encontrados en cuevas, aunque cabe señalar que se trata de un grupo aún poco estudiado. Cuatro especies troglófilas de la familia Chernetidae han sido halladas (*Lustrochernes argentinus*, *Lustrochernes* sp., *Pachyolpium furculiferum*, *Ideobisium chapmani*), existiendo otros ejemplares colectados aún sin identificar. Una especie de la familia Monosphyronidae ha sido hallada en el guano de guácharos.

**SCHIZOMIDA.** Un *Schizomus* troglófilo del grupo *brasiliensis* ha sido colectado en la Cueva de Camburales, Falcón. Otros Schyzomida indeterminados han sido observados en cuevas de Perijá, concentrándose especialmente en los depósitos de materia orgánica.

**AMBLYPYGI.** Constituye tal vez el grupo de arácnidos más representativo y emblemático de los karsts venezolanos, estando distribuidos por todo el territorio. Dos especies troglobias de Charontidae, *Charinus tronchoni* y *C. bordoni*, han sido descritas de cuevas del estado Falcón y de la cuenca del Guasare, Zulia, respectivamente. Varias especies troglófilas de Phrynidae y Charontidae son comunes en las cuevas de Monagas, Birongo, Falcón y Zulia.

**ARANEAE.** Aunque son muy abundantes los araneidos troglófilos, hasta ahora no ha sido encontrada ninguna forma troglobia. Las familias mejor representadas son: Dipluridae (*Diplura soricina*, *Diplura* sp.), Anapidae (*Anapis circinata*), Theridiosomatidae (*Wendilgarda guacharo*, *W. miranda*, *Wendilgarda* sp., *Plato* sp.), Ctenidae (*Caloctenus* cf. *gracilitarsis*, *Ctenus* cf. *obscurus*, *Ancylometes* sp.), Scytodidae (*Loxosceles lawrenci*, *Loxosceles* sp.), Theridiidae (*Achaearanea inopinata*), Uloboridae (*Uloborus semiplumosus*), Pholcidae (*Blancoa guacharo*, *Mesabolivar eberhardi*, *Priscula venezolana*, *Priscila* cf. *paeta*, *Physocylus* sp.), Oonopidae (*Dysderina* sp.), Gnaphosidae (*Herpyllus* cf. *suavis*), Caponidae (*Nops* sp.), y Pisauridae.

**RICINULEI.** Una forma troglófila de Ricinuleidae, *Cryptocellus bordoni* Dumistrescu & Juvara-Bals (1976), es conocido de la Cueva de Cerro Verde, en la cuenca alta del Guasare, Sierra de Perijá.

**OPILIONES.** Es otro de los grupos de arácnidos mejor representados en cuevas. La familia Agoristenidae posee dos especies troglobias, *Phalangozea bordoni* y *Phalangozea* sp., de las cuencas del Guasare y Socuy. La familia Phalangodidae posee otros dos troglobios, *Vima chapmani* y *V. azulitai*, de cuevas de Falcón y Mérida, respectivamente. Recientemente estas 4 especies han sido transferidas al género *Trinella* (PINTO DA ROCHA 1996). Muchas otras especies troglófilas son conocidas en las familias Gonyleptidae (la mayor parte en el género *Santinezia*, con 4 especies, pero también: *Isocranaus strinatii*, *Rhopalocranaus bordoni*, *Mendellinia bordoni*), Phalangodidae (*Cynortina tuberculata*, *Bordonia linaresi*, *Pellobunus camburalesi*, *Stygnomma monagasiensis*, *Vima plana*, *V. checkleyi*), Agoristenidae (*Trinella severa*, *Avima venezuelica*, *Simula albiornata caripensis*, *Vimula naranjoi*, *Leiostenus leiobuniformis albidecoratus*), Cosmetidae

(*Paecilaema medianum*).

**ACARI.** Acaros terrestres troglófilos, ectoparásitos y guanobios, asociados al guano de quirópteros y guácharos, han sido identificados en las familias Parasitidae (*Parasitus bordoni*), Argasidae (*Antricola silvai*), Ixodidae (*Ixodes downsi*), Acaridae (*Rhizoglyphus* sp.), Macrochelidae (*Macrocheles mexicanus*, *M. bordoni*, *M. muscaedomesticae*), Dermanyssidae (*Hypoaspis* sp.), Trombidiidae (*Neotrombidium* sp.), Uropodidae (*Uropoda argasiformis*, *Cariboplitis testigosensis*), Schyzogyniidae (*Fusura civica*), y Oribatei. Para algunos autores *Antricola silvai* sería una forma troglobia. Ocho especies de Hydrachnellos stygobios han sido descritos del medio freático intersticial de Falcón y Monagas; ellas pertenecen a los géneros *Axonopsella*, *Neomamersa*, *Neoaxonopsella*, *Rheolimnesia*, *Rutacarus*, y *Nilotonia*. En los rellenos de materia orgánica del guano de guácharos han sido halladas más de 20 especies adicionales de ácaros aún no identificadas.

**DIPLOPODA.** Los diplópodos constituyen un grupo bien representado, con numerosas formas troglófilas. Hasta el presente han sido identificadas especies en las familias Cambalidae (*Epinanolene guacharensis*), Spirotresidae (*Scaphiostreptus linaresi*), Chelodesmidae (*Alcodesmus* sp., *Lepturodesmus* sp., *Trichomorpha* sp.), y Cyrtodesmidae (*Cyrtodesmus* sp.).

**CHILOPODA.** Son conocidas 2 especies troglófilas: *Scolopocryptops ferrugineus guacharensis* (Cryptopidae) y *Pseliodes* sp. (Scutigerae). Pero existen muchas otras aún no identificadas de Scutigerae, Geophilomorpha, Lithobiomorpha y Scolopendromorpha.

**SYMPHYLA.** Algunos raros sínfilos Scolopendrellidae troglófilos han sido encontrados sobre sedimentos en la entrada de cuevas de las zonas de Guanta, valle del Neverí, y Caripe (estados Anzoátegui y Monagas).

**COLLEMBOLA.** Es un grupo bien representado en acumulaciones de detritus vegetal y en el guano de guácharos, habiéndose identificado especies de las familias Onychiuridae, Isotomidae, Dicyrtomidae, Paronellidae (*Paronella* sp.) y Entomobryidae, la mayoría de ellas anoftalmas y depigmentadas. Cuatro especies troglófilas han sido identificadas a nivel específico: *Proisotoma troglobia* e *Isotomurus sensillatus* (Isotomidae), *Troglopedetes caripensis* y *Onychiurus gloriensis* (Onychiuridae). Una especie de Mesa Turik es considerada troglobia: *Onychiurus acuitlapanensis* (Onychiuridae), previamente descrita de una cueva en el Estado de Guerrero (México).

**DIPLURA.** *Lepidocampa juradoi* Silvestre y *Lepidocampa juradoi* cf. *seclusa* Condé son los dos únicos Campodeidae citados de grutas de Venezuela, ambos considerados troglófilos.

**DERMAPTERA.** Una especie troglófila, *Marava chapmani* Steinman, es conocida de la Cueva Coy Coy de Uria, Falcón. Otras especies consideradas troglófilas han sido halladas en diversas cuevas: *Marava arachidis* y *Strongylopsis flava* (Labiidae), *Carcinophora venezuelica* y *Euborellia janeirensis* (Carcinophoridae), *Osteulcus kervillei* (Forficulidae).

**BLATTARIA.** Una segunda especie troglobia del género *Paranocticola* (descrito de Cuba: *P. cubana*), *P. venezuelana* Bonfils (Blatellidae), fue hallada en la Cueva del Tigre (Falcón) sobre guano de vampiro (*Desmodus rotundus*). Otros taxa troglófilos filéticos, *Periplaneta americana* (Blattidae) y *Pycnoscelus surinamensis* (Blaberidae) forman grandes poblaciones en el guano de quirópteros. Otras especies troglófilas de Blaberidae (*Homolapteryx laminata* y *Blaberus* sp.) y Polyphagidae (*Hypercompsa venezuelana*) son conocidas de distintas regiones del país. En cuevas con grandes colonias de guácharos llegan a ser muy abundantes los blattarios, como ocurre en la región de Mata de Mango y también en Perijá, pero el material colectado aún no ha sido estudiado.

**ORTHOPTERA.** Diversas especies de grillos de las familias Rhabdiophoridae, Palangopsidae (*Aclodes* spp.) y Gryllidae son comunes y muy abundantes, asociados a los depósitos de semillas y praderas subterráneas germinadas a partir de las mismas, de las cuevas guaníferas. Su presencia no sólo es común en las cuevas con guácharos, sino que también se encuentran en muchas cuevas habitadas por especies frugívoras de quirópteros o que reciben importantes aportes de restos vegetales de superficie. Hasta ahora sólo ha sido debidamente identificada la especie *Heterogryllus bordoni*, Gryllidae, de la Cueva del Guácharo, pero existen



Opilión troglomorfo evidenciando estructuras largas y estilizadas, depigmentación y reducción del aparato ocular.

muchas otras incluyendo formas microftalmas, con cierto grado de reducción ocular y acentuada depigmentación (particularmente en especies de Raphidiophoridae), con la posibilidad de incluir especies troglóbias. Este grupo permanece muy poco estudiado. De la Cueva del Samán (Zulia) han sido citadas ninfas de Saldidae y adultos de Cydnidae, sobre acumulaciones de madera.

ISOPTERA. Termitas no identificadas de la familia Termitidae han sido halladas en muestras de guano de la Cueva del Guácharo. Probablemente existan en muchas otras simas y cuevas con depósitos de madera muerta.

EMBIOPTERA. En forma similar a las termitas, han sido hallados Embiópteros Embiidae en guano de guácharos.

PSOCOPTERA. Ha sido reportada de la Cueva del Túnel 4 (Miranda) una especie troglóxena detritívora de Psyllipsocidae: *Psyllipsocus dubius* Badonnel (1987). Otra especie indeterminada de la misma familia, Psyllipsocidae, ha sido reportada de la Cueva del Guácharo.

HYMENOPTERA. Varias especies troglógenas de Formicidae (*Hypoconera gleadowi*, *Leptothorax anduzei*) y otra troglófila (*Labidus caecus*), han sido halladas en cuevas de la Península de Paraguaná (Falcón), una gruta cercana a Puerto Cabello (Carabobo), y de la Cueva del Guácharo (Monagas), respectivamente. En la Cueva del Samán (Zulia) han sido halladas concentradas en guano de guácharos diversos Formicidae (Myrmicinae: *Pheidole* sp., *Solenopsis* sp.; Ponerinae: *Hypoconera* sp.) e Ichneumonidae. Para el guano de la Cueva del Guácharo (Monagas) han sido reportadas especies de los géneros *Tapinoma* y *Quadristruma*.

HEMIPTERA. Son conocidas diversas especies troglófilas de Cydnidae (*Cyrtomenus bergi*, *Amnestus* sp.) y Lygeidae (*Pangeus docilis*, *P. piceatus*, *Pachybrachius consutus*, *Cligenes* sp.) y formas acuáticas troglógenas de las familias Veliidae (*Microvelia cavernula*, *Rhagovelia sinuata*) y Gerridae (*Brachymetra furva*).

HOMOPTERA. Homópteros Cicadellidae indeterminados han sido citados de guano de guácharos.

DIPTERA. Un número bastante importante de dípteros ha sido recolectado en cuevas, sobre todo en aquellas que abrigan colonias de quirópteros. Las familias mejor representadas son Phoridae, Sphaeroceridae, Drosophilidae y Mycetophylidae. Entre las especies troglógenas y guanófilas identificadas podemos citar a: *Megaselia scalaris*, *Dorniphora cornuta*, *Conicera* (*Hypocserina*) sp., *Leptocera* sp., *Drosophila* sp., *Orfelia* spp. Otras familias menos abundantes son: Empididae (*Drapetis* -*Elaphopeza*-sp.), Milichiidae (*Milichiella lacteipennis*, *Pholeomyia* sp.), Muscidae (*Fannia* spp.), Tipulidae, Psychodidae, Chironomidae, Dolichopodidae, Chloropidae, Antomyidae. Los dípteros (y sus larvas) identificados en el guano de guácharos incluyen a más de 11 especies de las familias Ephididae, Chloropidae, Chironomidae,

Ceratopogonidae, Phoridae y Psychodidae.

LEPIDOPTERA. En las cuevas guaníferas son frecuentes Microlepidópteros troglófilos de los géneros *Tinea* y *Amydria*, cuyas larvas se desarrollan en el guano, y numerosas formas troglógenas de Tineidae y Hesperidae (*Sarmientoia phaselis*).

COLEOPTERA. Es uno de los grupos mejor representado en las cuevas de Venezuela y extraordinariamente diverso. Hasta el presente han sido encontradas tres especies troglóbias: el Catopidae *Neotropospeonella decui* Pace, que es el único Bathysciinae troglóbio, anoftalmo y depigmentado, conocido del continente americano (Cueva del Guácharo); el Carabidae *Speleodesmoides raveloi* Mateu, depigmentado, con ojos reducidos, y alas posteriores atrofiadas, sólo conocido de la Sima 6 de Cerro Pintado (Perijá), la cual es la cavidad más meridional donde han sido encontrados carábidos troglóbios; el Dytiscidae dulceacuícola *Trogloguignotus concii* Sanfilippo, depigmentado, anoftalmo, con alas posteriores atrofiadas, de las cuevas de Hueque (Sierra de San Luis, Falcón).

Además de estas especies, han sido descritas numerosas formas troglófilas, en las siguientes familias: Catopidae (*Adelopsis bordoni*, *A. brunneus* -con tres subespecies-), Carabidae (*Colpodes combayensis*, *C. subviolaceus*, *Selenophorus* sp., *Masoreus* sp., *Nototylus* sp., tres especies de Scaritini Clivinina cf. *Schizogenius* sp., Bembidiini Tachyina, 3 spp. de Pterostichini Agonia, Harpalini *Selenophorus* o *Gynandropus* sp., cf. Masoreini *Aephnidius* sp., cf. Lebiini Pericalina spp, *Brachinini* *Brachinus* sp. y *Pteropsorus aequinoctialis*), Leiodidae (Scocryptini), Staphylinidae (*Philontus* cf. *serpens*, *Philonthus* sp., y más de 10 spp. inidentificadas), Histeridae (*Phelister fairmaieri*, *Phelister* sp., *Phelister globiformis*, *Saprinus* sp., *Euspilotus* -*Neosaprinus*- *turikensis*, *Bacanius rugisternus*), Tenebrionidae (*Alphitobius diaperinus*, *Zophoba atratus*), Nitidulidae (*Stelidota guacharensis*, *Stelidota* spp.), Hydrophilidae (2 spp de Sphaeridiinae), Pselaphidae (Brachyglutini cf. *Scalenarthrus* sp. y un probable nuevo género de Batrisini), Clambidae, Scydmaenidae, Cantharidae, Elateridae (*Agrypnella squamifer*), Dryopidae, Limnichidae, Psephenidae, Elmidae (al menos con 5 spp de *Phanocerus*), Nitidulidae, Discolomidae, Scarabeidae (Aphodiinae con 2 spp de *Ataenius*, Dynastinae Cyclocephalini), Curculionidae (Cossoninae y Scolitinae).

PECK *et al.* (1989) y HERRERA (1995) han reportado también una ingente cantidad y variedad de pequeños coleópteros en las semillas y restos vegetales del guano de guácharos, con hasta 29 especies de 14 familias distintas en una única cueva, siendo muy diversas las familias representadas, Histeridae, Staphylinidae, Carabidae y Scolytidae.

PISCES. Siete especies de peces troglóbios Siluriformes y Symbranchiformes, de 4 familias distintas, han sido halladas en cuevas de Venezuela. *Trichomycterus* cf. *guianense*, de la Cueva del Guácharo, y *Trichomycterus spelaesus*, de la Cueva de Punto Fijo, Sistema Mara y otras cuevas de la cuenca del Guasare

(Trichomycteridae); *Ancistrus galani*, de la Cueva Los Laureles, en la cuenca del Socuy (Loricariidae); *Synbranchus cf. marmoratus*, de la Cueva del Agua, en Guanta (Synbranchidae); *Rhambdia guasarensis*, de la Cueva-Surgencia del Tigre, en el Guasare (Heptapteridae). Adicionalmente, existen al menos dos indescritas especies troglóbias de *Trichomycterus*: una de ellas de la Cueva de Inshká Troá (Río Aricuaizá, Sur de Perijá) y otra de la Sima del Naranjo, hasta ahora la única población de peces depigmentada y anoftalma encontrada en el karst de Mata de Mango.

Formas troglófilas y troglógenas de peces son comunes en los ríos subterráneos de cuevas venezolanas; entre otras han sido citadas: *Creagrutus hildenbrandi* (Characidae), *Lebiasina erythrinoides* (Lebiasinidae), *Pimelodella chagresi odynea* (Pimelodidae), *Ancistrus brevifilis bodenhameri* y *Lasiancistrus maracaiboensis* (Loricariidae), *Trichomycterus banneau maracaiboensis* y *T. emanueli* (Trichomycteridae).

AMPHIBIA. Este grupo y los siguientes comprenden exclusivamente formas troglógenas, pero muchas de ellas son habitantes regulares de las zonas de entrada de simas y cuevas, a las que acuden en busca de recursos tróficos, humedad y/o protección ante los predadores. Particularmente las simas y cuevas de muy amplias bocas o aquellas en las que ingresan corrientes de agua y aportes vegetales, llegan a sostener poblaciones regulares.

Entre los urodelos ha sido señalada la presencia de una salamandra *Bolitoglossa* del grupo *adpersa*, cf. *B. savagei* (Plethodontidae) en la zona de entrada de la Cueva de Hueque 1 (Falcón).

Entre los anuros han sido encontradas muchas veces ranas Hylidae (*Hyla* sp.), Leptodactylidae (*Leptodactylus mystacinus*, *Eleutherodactylus* sp., *Pleudoderma brachyops*), Dendrobatidae (*Dendrobates* sp.), sapitos Atelopodidae (*Atelopus* sp.), sapos Bufonidae (*Bufo marinus*, *B. crucifer*, *B. guttatus*, etc.). En simas, cuevas y cañones en los tepuys de Guayana han sido halladas diversas especies de anuros: *Oreophrynella nigra*, en Kukenán y Yuruaní tepuy; *O. quelchii*, en Roraima; *O. vasquezi*, en Ilú tepuy y la torre Tramen, *O. cryptica*, en Auyantepuy (Bufonidae); *Stefania ginesi*, en Chimantá; *Stefania riveroi*, en Yuruaní tepuy; *Tepuihyla edelcae*, en Auyantepuy N, NW y Tepuy La Luna; *Tepuihyla rimarum*, en Ptarytepuy (Hylidae); *Eleutherodactylinae* grupo *unistrigatus*, en Yuruaní tepuy; *Leptodactylus rugosus*, en Sima Aonda (Leptodactylidae); *Otophyryne steyermarki*, en Apakará, macizo de Chimantá (Microhylidae). Algunos ejemplares han sido colectados a considerable desnivel (-383 m en Sima Aonda y -320 m en Auyantepuy Norte) pero en zona fótica o de penumbra, mientras que los hallazgos a mayor profundidad en zona oscura e isotérmica han ocurrido en la Sima Yuruaní tepuy 1, en una galería horizontal en zona

oscura a -68 m, donde fueron hallados ejemplares de *Stefania riveroi* y *Eleutherodactylinae* del grupo *unistrigatus*.

REPTILIA. Como en el caso del grupo anterior se trata de formas troglógenas. En el caso de lagartos, dado en muchos casos sus preferencias rupícolas, son comunes sobre las paredes rocosas de amplias bocas (sean secas o húmedas); este biotopo es equivalente al de la denominada “asociación parietal” de fauna troglógena en las cuevas europeas. En el caso de los ofidios muchas de sus especies acuden voluntaria y activamente a preñar sobre otros vertebrados que frecuentan las cuevas, particularmente roedores, pero también pichones de guácharos, quirópteros, anfibios e invertebrados.

Entre los saurios es relativamente común observar en las bocas de cuevas, sobre sustrato rocoso, la presencia de gekos o tuqueques Gekkonidae (*Thecadactylus rapicaudus*, *Hemidactylus* sp., *Gonatodes* sp.), de lagartos Teiidae (*Cnemidophorus lemniscatus*), Tropiduridae (*Tropidurus* sp.), e Iguania Polychrotidae (*Anolis frenatus*, *Anolis* sp.). Del campo base y cañones de Turik fue descrito el lagarto iguánido *Phenacosaurus euskalerriari* BARROS *et al.*, 1996 (Polychrotidae). De cavidades en los tepuys de Guayana han sido reportadas las siguientes especies: *Anadia* sp., *Arthrosaura* sp., el acuático *Neusticurus rudis* (Gymnophthalmidae); *Anolis eewi*, de las cuevas y simas de Aguapira en el Alto Paragua, y *Phenacosaurus carlostoddi*, del macizo de Chimantá (Polychrotidae); *Plica lumaria*, de Guaiquinima, *Tropidurus bogerti*, de las simas de Auyantepuy Norte, Aonda y Auyantepuy NW, y *Tropidurus hispidus*, de Guaiquinima (Tropiduridae).

Entre los ofidios es muy común el hallazgo de serpientes venenosas Crotalidae, que acuden a dar caza a roedores y otros vertebrados, o son arrastradas a las bocas de cuevas-sumidero durante las crecidas. Entre ellas podemos citar a la mortífera cuaimapiña (*Lachesis muta*), diversas especies altamente venenosas de mapanares (*Botrox atrox*, *B. venezuelensis*, *B. lansbergii*, *B. medusa*, etc.), y mucho más raramente cascabeles



Detalle de la porción anterior del cuerpo de *Synbranchus cf. marmoratus* colectado en cueva del Agua, estado Anzoátegui. Cabe señalar que el ejemplar tenía una longitud de 69 cm. La fotografía fue tomada a un individuo en cautiverio.

(*Crotalus durissus*). Entre las no venenosas son frecuentes especies cazadoras de la familia Colubridae, como *Lampropeltis triangulum*, *Clelia clelia*, *Drymarchon corais*, y muchas otras. De Mesa Turik han sido reportadas *Bothrox atrox*, y las colúbridas *Rhadinaea* sp. y *Atractus turikensis*. De los tepuys de Guayana han sido citadas *Clelia clelia*, *Leptodeira annulata ashmeadi* (Colubridae), *Leptotyphlops albifrons* (Leptotyphlopidae).

AVES. La más emblemática especie de la fauna cavernícola venezolana es el guácharo (*Steatornis caripensis*), único representante de la familia Steathornitidae, del orden Caprimulgiformes. Constituye, además, la única ave del mundo que se alimenta de frutas durante la noche. El guácharo es un troglóxico regular pero, como muchos quirópteros, no se limita a la zona de entrada de las cuevas sino que penetra profundamente y nidifica en la zona oscura, dada su capacidad de volar en la oscuridad utilizando la ecolocalización. Debido a sus hábitos frugívoros y como producto de su alimentación (a base sobre todo de lauráceas, burseráceas y palmas) regurgita en el interior de las cuevas las cáscaras y semillas de los frutos de los que se alimenta, generando ingentes depósitos de restos vegetales, principalmente durante el período de alimentación de los pichones. Muchas semillas (de más de 60 especies vegetales) llegan a germinar en oscuridad total dando origen a praderas subterráneas de plántulas depigmentadas. Este "guano" (en su mayor parte residuos vegetales) sostiene numerosas poblaciones de vertebrados e invertebrados fitófagos y detritívoros, los que a su vez sirven de alimento a formas depredadoras. Las colonias de guácharos (que llegan a tener hasta 20.000 ejemplares) no tienen parangón en ninguna otra parte del mundo en cuanto a la diversidad y biomasa de las biocenosis que sustentan en el medio subterráneo. En Venezuela son conocidas 82 colonias de esta ave en cuevas, distribuidas en todas las regiones del país, entre 0 y más de 3.000 m de altitud. El guácharo ha sido objeto de numerosas investigaciones, y constituye una de las aves más estudiadas en el país, tanto en su morfología, autoecología, diversidad genética, fisiología reproductiva y digestiva, mecanismos de visión y

ecolocalización, distribución, migraciones y un amplio etcétera.

Otra especie que nidifica y forma colonias en las cuevas son los vencejos *Streptoprocne zonaris* (Apodiformes, Apodidae), pero éstas son mucho menos numerosas y se limitan a las bocas y zonas de entrada de algunas cuevas, particularmente en altos tepuys de la Guayana venezolana, pero también en otras localidades de montaña, como Mesa Turik en la sierra de Perijá.

De esta última localidad ha sido citada la presencia de loros *Aratinga wagleri* (Psittaciformes, Psittacidae), los cuales pernoctan en salientes de las paredes de la boca y galería principal de la Cueva de la Pared Norte. Otras especies de loros y pericos han sido halladas también en bocas de cuevas. Varias especies de buhos y lechuzas (Strigiformes: Tytonidae y Strigidae) anidan también en bocas de cuevas, en algunos casos generando depósitos de egagrópilas.

MAMMALIA. Muchas especies de quirópteros son troglóxicos de hábitos cavernícolas, muy frecuentes en las cuevas venezolanas, donde llegan a penetrar a más de 1 km de profundidad y donde con frecuencia forman colonias de miles a decenas de miles de ejemplares. Muchas cuevas poseen de tres a cinco especies distintas, cohabitando en la misma cavidad. Las familias mejor representadas son Emballonuridae, Phyllostomidae, Mormoopidae, Desmodontidae, Natalidae, Furipteridae, Vespertilionidae, y Molossidae. También han sido hallados en cuevas restos fósiles y subfósiles de varias especies. Aunque existen diversos trabajos publicados sobre este grupo, de momento está faltando una sinopsis de los quirópteros hallados en cuevas. Puede estimarse que cerca de 60 especies habitan en cavernas. Las familias consideradas incluyen formas con muy diversos hábitos alimentarios, existiendo especies insectívoras, frugívoras, nectívoras, polinívoras, hemátogas, carnívoras (predadoras incluso de pequeños vertebrados), y omnívoras. Por lo que dan lugar a depósitos de guano en cuevas, de distinta naturaleza, y de distintas características tróficas y biocenóticas.

Otro grupo de mamíferos bien representado son los roedores. De cavidades venezolanas han sido reportadas: el ratón mochilero *Heteromys anomalus* (Heteromyidae); diversas ratas espinosas o casiraguas *Proechimys guyannensis*, *P. trinitatis*, *P. guairae* (Echimyidae); la rata acuática *Nectomys squamipes* (Cricetidae); y varias otras especies de ratoncitos de cueva cricétidos de los géneros *Oryzomys*, *Rhipidomys*, *Oecomys*, *Akodon*, *Sigmodon*, y otros no identificados a nivel específico. Muchas de estas especies están asociadas a los rellenos orgánicos de materia vegetal aportados por los guácharos; algunas de sus poblaciones pueden considerarse troglófilas, ya que todo su ciclo de vida ocurre en el interior de las cuevas, donde mantienen poblaciones estables.



Bernardo Urbani sostiene un ejemplar de vencejo, probablemente de la especie *Streptoprocne zonaris*, durante una exploración en la cuenca del río Socuy (estado Zulia).

Adicionalmente ha sido reportada la presencia eventual de grandes roedores, como la lapa *Agouti paca paca* (Agoutidae) y el picure *Dasyprocta aguti* (Dasyproctidae); también de marsupiales, como los rabipelados *Didelphis marsupialis*, *D. azarae* (Didelphiidae), musarañas *Cryptotis thomasi*, *Cryptotis* sp. (Soricidae); y diversos carnívoros Felidae: el jaguar *Panthera onca*, el cunaguaro u ocelote *Leopardus pardalis*, y otros gatos de monte o tigrillos como *Leopardus tigrina* y *L. wiedii*. La mayoría de los felinos frecuenta las bocas de cuevas, abrigos, canchales y otras anfractuosidades rocosas, donde a menudo se refugian o reproducen, pero también ha sido constatado el ingreso del cunaguaro a cuevas con guácharos, donde acude para alimentarse de roedores, pichones de guácharos y otros vertebrados.



Ratón mochilero (*Heteromys anomalus*) en una cueva de la región de Mata de Mango.

Consideraciones biogeográficas y ecológicas sobre los taxa cavernícolas de Venezuela han sido expuestas en varios trabajos (BANARESCU 1987, BOTOSANEANU & VILORIA 1993, CHAPMAN 1980, DECU *et al.* 1987, GALÁN 1995, 1996, 2001, HERRERA 1995, STOCK & BOTOSANEANU 1983, TRAJANO & GNASPINI 1993, VILORIA *et al.* 1992). A su vez, con base en datos obtenidos de cuevas de Venezuela y otras zonas tropicales del mundo, GALÁN & HERRERA (1998) han analizado diversos aspectos de la teoría biospeleológica general, aportando nuevos enfoques sobre la biología de los organismos, su especialización y evolución; de modo especial se ha investigado los procesos y modos de especiación que intervienen en evolución, globalmente, y en la adaptación y evolución cavernícola que da origen a las formas de vida troglobias.

Para Venezuela han sido hallados muy diversos taxa troglobios, existiendo buenos ejemplos de grupos con distribuciones gondwánicas, téthycas, pan-caribeñas, y americanas. En diversos grupos se ha señalado afinidades zoogeográficas con la fauna de Cuba, Antillas, Centro América, África, o incluso Laurasia. Pero predominan ampliamente las formas Neotropicales, en muchos casos con taxa cavernícolas que son los únicos representantes de sus respectivos grupos en América del Sur.

Muchos aspectos sobre la biología y evolución de los cavernícolas son aún objeto de controversia y opiniones diferentes, que varían según el punto de vista que adoptan los investigadores. Pero crecientemente está siendo visualizada la importancia que revisten los cavernícolas tropicales para fundar adecuadamente y hacer avanzar la comprensión general de estos temas.

## CONCLUSIONES

La fauna subterránea conocida de Venezuela proviene de más de 200 cuevas prospectadas. Esta incluye más de 350 especies de invertebrados cavernícolas y 150 especies de vertebrados. 46 especies son clasificadas como troglobias (incluyendo varias

especies de peces entre los vertebrados). Conviene resaltar que así como se ha incluido fauna stygobia procedente del medio intersticial (11 especies), no son citados organismos del hemiedáfico, aunque su valor comparado como medios subterráneos transicionales (o afines al cavernícola) es semejante. La mayoría de los invertebrados son troglófilos (90%), mientras que entre los vertebrados predominan ampliamente los troglóxenos. No obstante, guácharos, quirópteros y roedores habitan en cuevas como parte de su ciclo vital y son de hábitos marcadamente cavernícolas. Ello probablemente sólo refleja la independencia del medio que adquieren los animales al aumentar su complejidad a medida que se asciende en la escala zoológica.

Particularmente la presencia de colonias de guácharos en las cuevas venezolanas no tiene paralelo en otras partes del mundo y sostiene a poblaciones de gran biomasa y enorme diversidad, algo que raramente ocurre en otras latitudes fuera del Neotrópico. Así la megadiversidad global que caracteriza a los ecosistemas de superficie de Venezuela, se extiende también al medio subterráneo, abriendo un amplio campo de estudio para futuras investigaciones, y para que se produzcan nuevos descubrimientos de especies y biocenosis singulares. Simultáneamente, Venezuela posee extraordinarios ejemplos de formas troglobias, algunas de ellas de antiguo origen, otras al parecer muy recientes (en activo proceso de colonización y expansión en el medio subterráneo). El territorio es así un escenario ideal para probar hipótesis y modelos, y para que se produzcan nuevos avances en teorías asociadas a la biogeografía y la evolución.

Una última reflexión, que se desprende de los datos aportados, es la necesidad de abordar desde ahora la protección de las regiones kársticas y la conservación de especies. En muchas regiones del país la transformación de los ecosistemas superficiales, por expansión de la frontera agrícola principalmente, comienza a detener efectos negativos en la fauna que albergan las cuevas. Esta fauna en muchos casos es única en el mundo y por tanto de gran relevancia para la biodiversidad global del planeta.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALVAREZ, C. 1982. Algunos aspectos ecológicos sobre la biocenosis del guano en una caverna venezolana. *Tesis Lic. Univ. Simón Bolívar*, Caracas, 152 pp. Inédito.
- ALVAREZ, C., L. OLIVO & R. UROSA. 1981. Ecological analysis of terrestrial invertebrate in a Venezuelan cave. *Proc. Int. Congr. Speol.*, Kentucky, 2: 631-633.
- ANDRIANI, L. 1990. Estudio comparativo de dos poblaciones, una hipógea y otra epígea, de *Trichomycterus sp.* (Siluriformes, Trichomycteridae) (incluye un análisis de sus dietas). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 24: 7-14.
- AVRAM, S. 1987. Opiliones de Vénézuéla. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 81-88.
- BANARESCU, P. 1987. Consideraciones zoogeográficas sobre la fauna de agua dulce de Sud América. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 61-67.
- BARROS, T. R. 2000. Una nueva especie de *Atractus* (Serpentes: Colubridae) de la Sierra de Perijá, Estado Zulia, Venezuela. *Anartia*, Publ. ocasionales Mus. Biol. Univ. Zulia, Maracaibo, 11: 1-10.
- BARROS, T. R., E. WILLIAMS & A. VILORIA. 1996. The genus *Phenacosaurus* (Squamata: Iguania) in western Venezuela: *Phenacosaurus tetarii*, new species, *Phenacosaurus euskalerrari*, new species, and *Phenacosaurus niceferoi* Dunn, 1944. *Breviora*, Boston. 504: 1-30.
- BEIER, M. 1968. Troglonexene Pseudoscorpione aus Sudamérica. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.*, 17: 51-54.
- BONFILS, J. 1987. Les Blattes (Dictyoptera: Blattaria) de Venezuela. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 157-164.
- BORDÓN, C. 1959. Breves notas sobre la fauna entomológica de la Cueva del Guácharo. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 21(95): 62-76.
- BORDÓN, C. 1973. Fauna de la Cueva A. Jahn. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 4(1): 72.
- BOSQUE, C. 1978. La distribución del guácharo, *Steatornis caripensis* (Aves: Steatornithidae) en Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 9(17): 29-48.
- BOSQUE, C. 1986. Actualización de la distribución del Guácharo (*Steatornis caripensis*) en Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 22: 1-10.
- BOSQUE, C. & O. PARRA. 1992. Digestive efficiency and rate of food pasaje in oilbird nesting. *Condor*, 94: 557-571.
- BOSQUE, C. & R. RAMÍREZ. 1988. Post-breeding migration of Oilbirds. *Wilson Bull.*, 100(4): 675-677.
- BOSQUE, C., R. RAMÍREZ & D. RODRÍGUEZ. 1995. The diet of the Oil-bird in Venezuela. *Ornitología Neotropical* 6: 67-80.
- BOTOSANEANU, L. 1983. First record of an anthurid isopod, *Cyathura univam*, sp. n., on the South America continent. *Bijdr. Dierk.*, 53(2): 247-254.
- BOTOSANEANU, L. & A. VILORIA. 1993. *Zulialana coalescens* gen. et spec. nov., a stygobitic cirolanid (Isopoda, Cirolanidae) from a cave in north-western Venezuela. *Bulletin de L'Institute Royal de Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 63: 159-173.
- BRIAN, A. 1957. Descrizione di *Neosanflippia venezuelana* n. gen., n. sp. di isopodo terrestre troglobio. *Ann. Mus. Civico Storia Nat. Genova*, 69: 352-360.
- BRIGNOLI, P. 1972. Sur quelques araignées cavernicoles d'Argentine, Uruguay, Brésil et Vénézuéla récoltées par le Dr. P. Strinati (Arachnida, Araneae). *Rev. Suisse Zool.*, 79 (1-12): 361-385.
- BROODBAKKER, N. 1983. The subfamily Candoninae (Crustacea, Ostracoda) in the West Indies. *Bijdr. Dierk.*, 53(2): 287-326.
- CALUGÁ, M. 1990. Oribátidos nuevos de Venezuela (Acari: Oribatida). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 24: 15-20.
- CAMPOS, M. 2003. A review of the freshwater crabs of the genus *Hypolobocera* Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from Colombia. *Proceed. Biol. Soc. Washington*, 116(3): 754-802.
- CHAPMAN, P. 1980. The invertebrate fauna of caves of the Serranía de San Luis, Edo. Falcón, Venezuela. *Trans. British Cave Research Assoc.*, 7(4): 179-199.
- CHOPARD, L. 1970. Description de Gryllides cavernicoles nouveaux (Orth. Phalangopsidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 75: 117-123.
- CONDE, B. 1976. Quelques microarthropodes conservés à Genève (Palpigrades, Protoures, Diploures Campodéidés). *Rev. Suisse Zool.*, 83: 747-755.
- CORTI, M.; M. AGUILERA & E. CAPANNA. 2001. Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology* (Londres), 253: 537-547.
- DE BELLARD, E. 1956. La espeleología en Venezuela, flora y fauna hipógea. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 17(85): 25-46.
- DE BELLARD, E. 1957. El guácharo. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 18(88): 3-41.
- DECU, V. et al. 1987. Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Ed. Acad. Rep. Soc. Romania, Bucarest, 220 pp.
- DECU, V.; C. BORDÓN & O. LINARES. 1987. Sinopsis de los invertebrados citados de las cuevas de Venezuela. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 47-60.
- DECU, V., F. URBANI & C. BORDÓN. 1996. Venezuela. In: Juberthie, Ch. & V. Decú (Ed.). *Encyclopaedia Biospeologica*. 1: 579-589.
- DONASCIMIENTO, C., F. PROVENZANO & J. G. LUNDBERG. 2004. *Rhamdia guasarensis* (Siluriformes: Heptapteridae), a new species of cave catfish from the Sierra de Perijá, northwestern Venezuela. *Proceed. Biol. Soc. Washington*, 117(4): 564-574.
- DONASCIMIENTO, C., O. VILLARREAL & F. PROVENZANO. 2001. Descripción de una nueva especie de bagre anoftalmo del género *Trichomycterus* (Siluriformes, Trichomycteridae), de una cueva de la Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 35: 20-26.
- DUMITRESCU, M. & I. JUVARA-BALS. 1976. Position systématique de *Heteroricinoides bordoni* n. g., n. sp. dans la famille Ricinuleididae (Arachnida). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 7(14): 147-180.



- GALÁN, A. 1983. Crustacea Amphipoda troglobios de Sudamérica. Primer Congreso de la FEALC, Cuba. Ponencias: 6 pp.
- GALÁN, A. 1984. A systematic study on Amphipoda (Crustacea) of the Caribbean coast of Venezuela. Tesis doctoral, Dept. Pure and Applied Biology, Imperial College, London Univ. & British Museum (Natural History), London. 422 pp.
- GALÁN, C. 1982. Notas sobre una anguila blanca (*Synbranchus marmoratus*) colectada en un río subterráneo del NE de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 10(19): 129-131.
- GALÁN, C. 1988. Les cuevas Mara 1 et 2 et la zone karstique du Guasare (Etat Zulia, Vénézuéla). *Spelunca*, 29: 49-60.
- GALÁN, C. 1991. El karst de la Fila de las Cuevas (zona kárstica de Mata de Mango), Monagas, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 25: 1-14.
- GALÁN, C. 1995. Fauna troglobia de Venezuela: sinopsis, biología, ambiente, distribución y evolución. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 29: 20-38.
- GALÁN, C. 1996. Notas sobre la fauna cavernícola del norte de Bahía, Brasil. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 30: 14-20.
- GALÁN, C. 2000. Herpetofauna colectada en expediciones a cavidades en tepuys de la Guayana venezolana. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 34: 11-19.
- GALÁN, C. 2001. Nueva especie cavernícola de Thysanura Nicoletiidae de la Toca da Boa Vista (Estado de Bahia, Brasil). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 35: 13-19.
- GALÁN, C. 2005. Notas de campo sobre hidrogeología y fauna cavernícola del Sistema Mara (sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 39: 46-54.
- GALÁN, C. & F. F. HERRERA. 1998. Fauna cavernícola: ambiente y evolución. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 32: 13-43.
- GALÁN, C. & F. URBANI. 1987. El desarrollo de la Espeleología y aspectos generales de las áreas cársicas de Venezuela. Síntesis Geográfica (UCV, Caracas), 8 (15-16): 41-54. Reimpreso en: V. Decú et al. (Ed.). Fauna hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. Bucarest, pp: 15-22.
- GALÁN, C. & A. VILORIA. 1993. Resultados de la expedición SVE - SCA a la región de Río de Oro - Río Aricuaisá, Sierra de Perijá, Venezuela. *Karaitza*, 2: 7-18.
- GALÁN, C., A. VILORIA & F. HERRERA. 1992. Rasgos ecológicos y climáticos de Mesa Turik, Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 26: 2-6.
- GALASSI, D. & G. PESCE. 1982. The genus *Hesperocyclops venezuelanus* n. sp. from Venezuela (Crustacea Copepoda: Cyclopidae). *Stygologia*, 7(4): 219-224.
- GEORGESCU, M. 1987. Araneae appartenant aux familles des Anapidae, Mysmenidae, Theridiosomatidae et Theridiidae, collectés par les membres de l'Expedition biospéologique roumano-vénézuélienne au Vénézuéla. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espell. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 47-60.
- GONZÁLEZ-SPONGA, M. A. 1974. Dos nuevas especies de alacranes del género *Tityus*, en las cuevas venezolanas (Scorpionida: Buthidae). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 5(1): 55-72.
- GILLOGLY, L. 1962. New species of Stelidota from Venezuela (Coleoptera: Nitidulidae). *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 23(101): 40-48.
- GRUIA, M. 1987. Deux nouvelles espèces de Collemboles du Vénézuéla. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espell. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 47-60.
- GRUIA, M. 1988. Hydrachnellae de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 23: 13-16.
- GUTIÉRREZ, P. C. 1994. Mitochondrial-DNA polymorphism in the Oilbird (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *Auk* 111: 573-578.
- HERRERA, F. F. 1995. Las comunidades de artrópodos del guano de guácharo en la Cueva del Guácharo, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 29: 39-46.
- HERRERA, F. F. 2002. Ecolocalización en guácharos: volando en la oscuridad. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 36: 6-10.
- HERRERA, F. F. 2003. Distribución actualizada de guácharos (*Steatornis caripensis*) en Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 37: 31-40.
- HUBER, B. A. 2000. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): A revision at generic level. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 254 : 1-348.
- HUMBOLDT, A. VON & A. BOMPLAND. 1817. Mémoire sur le Guácharo de la caverne de Caripe. Recueil d'observations de zoologie et d'anatomie comparée. Paris, vol. 2, pp : 139-144.
- JEANNEL, R. 1964. Un catopide cavernicole nouveau du Vénézuéla. *Ann. Spéléol.*, 19 : 773-780.
- KANAAR, P. 1993. Les coléoptères Histeridae récoltés sur Mesa Turik, Sierra de Perijá, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.*, 27 : 26-28.
- KULZER, H. 1961. Neue Tenebrioniden aus Sudamerika. *Entomol. Arb. Mus. G. Frey*, 12, 1.
- LENTINO, M. 1990. Flujo génico y variabilidad morfológica en el guácharo (*Steatornis caripensis*). Tesis Mg. Sc. Univ. Simón Bolívar, Caracas, 44 pp.
- LINARES, O. 1967. Extensión de distribución para *Lonchophylla robusta*, con algunas notas sobre las especies venezolanas del género *Lonchophylla* (Chiroptera - Mammalia). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 1(1): 53-60.
- LINARES, O. 1968. Quirópteros subfósiles encontrados en las cuevas venezolanas. Parte 1. Depósito de la Cueva de Quebrada Honda (Designación de Catastro Ar-1). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 1(2): 119-146.
- LINARES, O. 1969. Notas acerca de la captura de una rata acuática (*Nectomys squamipes*) en la Cueva del Agua (An.1), Anzoátegui, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 2(1): 31-34.
- LINARES, O. 1969b. Quirópteros subfósiles encontrados en las cuevas venezolanas. Parte 2. *Tadarida aurispinosa* (Peale) en la Cueva de Los Carraos (Mi.14), Miranda. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 2(1): 45-48.
- LINARES, O. 1970. Quirópteros subfósiles encontrados en las cuevas venezolanas. Parte 3. *Desmodus rotundus* en la Cueva de La Brújula (Mi.1), Miranda. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 3(1): 33-36.
- LINARES, O. 1974. Una salamandra del género *Bolitoglossa* de la cueva de Hueque, sierra de San Luis, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 5(10): 143-148.
- LINARES, O. & F. ENRECH. 1982. La fauna cavernícola de las Cuevas de Hueque, Sierra de San Luis, Edo. Falcón. *Acta Cient. Venezolana*,

- 33(1): 142 (Resumen).
- LINARES, O. & I. LÖBIG-A. 1973. El cariotipo del murciélago cavernícola *Natalus tumidirostris* del norte de Venezuela y observaciones sobre las afinidades de esta especie con *N. stramineus* (Chiroptera: Natalidae). *Bol. Soc. Venezol. Espeleol.*, 4(1): 89-96.
- LINARES, O. & J. OJASTI. 1974. Una nueva subespecie del murciélago *Pteronotus parnellii*, en las cuevas de la península de Paraguaná, Venezuela (Chiroptera: Mormoopidae). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 5(1): 73-78.
- MANFREDI, P. 1969. Nuevo scolopendrido cavernicola americano. *Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.*, 18(89): 175-180.
- MARTIN, G., L. M. ROJAS, I. RAMIREZ & R. MCNEIL. 2004. The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): pushing at the limits of sensitivity. *Naturwissenschaften*, 91(1): 26-29.
- MATEU, J. 1978. *Speleodesmoides raveloi*, nuevo género de carábido troglobio en una cueva de Venezuela (Coleoptera: Carabidae). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 9(17): 21-28.
- MAURIES, J. P. 1969. Diplópodos de la Cueva del Guácharo, Caripe, Venezuela (recolectados por O. Linares y P. Strinati). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 2(1): 35-44.
- MESSANA, G., M. BARATTI & D. BENVENUTI. 2002. *Pongycarcinia xiphidiorus* n. gen. n. sp., a new Brazilian Calabozoidae (Crustacea, Isopoda). *Tropical Ecology (Firenze)*, 15(2): 243-252.
- MORGAN, G. S., O. LINARES & C. L. RAY. 1988. New species of fossil vampire bats (Mammalia, Chiroptera, Desmodontidae) from Florida and Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 101(4): 912-928.
- MUCHMORE, W. 1982. The genera *Ideobisium* and *Ideoblothrus*, with remarks on the family Syarinidae (Pseudoscorpionida). *J. Arachnol.*, 10: 193-221.
- MUÑOZ-CUEVAS, A. 1975. *Phalangozea bordoni*, nuevo género y especie de opiliones cavernícolas de Venezuela, de la familia Phalangodidae (Arachnida: Opilionida). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 6(12): 87-94.
- NALBANT, T. & O. LINARES. 1987. A study of a subterranean population of *Trichomycterus guianense* (Eigenmann, 1909) from Venezuela (Pisces Siluriformes, Trichomycteridae). In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza (Rumania) & Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 211-217.
- NOZZA, B. 1964. Note intorno ai Parasitidae (Acari, Parasitiformes). 1. *Parasitus bordoni*. *Inst. Lombardo (Rend. Sc.)*, 98: 274-280.
- OJASTI, J. 1961. Ritmo de actividad diaria de *Proechimys* en su ambiente normal y en la cueva del Guácharo. *Act. Biol. Venezuelica*, 3(8).
- ORGHIDAN, T. & M. GRUIA. 1981. Espèces nouvelles d'Axonopsella (Hydracarina) de Venezuela et Cuba. *Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza*, 20 : 53-73.
- ORGHIDAN, T. & M. GRUIA. 1983. Diagnose de cinq nouvelles espèces d'Hydrachnellae de Venezuela. *Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza*, 22 : 3-9.
- PACE, R. 1986. *Neotropospeonella decui*, nuovo genere e nuova specie di Bathysciinae della Cueva del Guácharo (Venezuela) (Coleoptera, Catopidae). In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeleol. E. Racovitza (Rumania) & Soc. Venezol. Espeleol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 195-199.
- PALACIOS VARGAS, J. 1989. New records of cave Collembola from the Neotropical region and notes on their origin and distribution. *Proc. 10º Congr. Int. Speleol.*, 3: 734-738.
- PALACIOS VARGAS, J. 1999. Nuevos registros de colémbolos ("Insecta") de cuevas venezolanas. *Mundos Subterráneos (Unión Mex. Agrup. Espeleol., México D.F.)*, 10: 36-38. Reimpreso en El Guácharo (SVE, Caracas), nº 49: 35-37, 2000.
- PECK, S. 1982. A contribution to the knowledge of the Invertebrate cave faunas of Venezuela. *Invertebrates faunas of tropical American caves, part 4. Int. J. Speleol.*, 12: 75-83.
- PECK, S., J. KUKALOVA-PECK & C. BORDÓN. 1989. Beetles (Coleoptera) of an oil-bird cave: Cueva del Guácharo, Venezuela. *The Coleopterist Bulletin*, 43(2): 151-156.
- PÉREZ, A. & A. VILORIA. 1993. *Ancistrus galani*, n. sp. (Siluriformes: Loricariidae), with comments on bioespeleological explorations in western Venezuela. *Mémoires de Bioespéologie*, 20.
- PINTO DA ROCHA, R. 1996. Notes on *Vima insignis* Hirst, 1912, revalidation of *Trinella Goodnight & Goodnight*, 1947 with description of three new species (Arácrida, Opiniones, Agoristenidae). *Rev. Brasileira Entomol.*, 40(2): 315-323.
- RAMBLA, M. 1978. Opiliones cavernícolas de Venezuela (Arachnida, Opiliones, Laniatores). *Speleon*, Barcelona, 24: 5-22.
- RAPOPORT, E. & S. MANO. 1969. Colémbolos de Venezuela I. *Acta Biologica Venezuelica*, 6(3-4): 117-128.
- RAVELO, O. 1975. *Speleophrynus tronchonii* nuevo género y especie de ambliopígos de la familia Charontidae, en una cueva de Venezuela (Arachnida: Ambliopygy). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 6(12): 77-85.
- RAVELO, O. 1977. *Speleophrynus bordoni* nueva especie de ambliopígos de la familia Charontidae, en una cueva de Venezuela (Arachnida: Ambliopygy). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 8(15): 17-25.
- RINCÓN, A. 2000. Algunos resultados preliminares de la expedición a Cerro Pintado 1997, Zu.16 - Cueva de los Huesos (Sierra de Perijá, Venezuela). *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 34: 44-46.
- RINCÓN, A. 2003. Los mamíferos fósiles del Pleistoceno de la cueva del Zumbador (Fa.116), estado Falcón, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 37: 18-26.
- RINCÓN, A. & M. STUCCHI. 2003. Primer registro de la familia Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) para Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 37: 27-30.
- ROCA, R. L. 1994. Oilbirds of Venezuela: Ecology and Conservation. *Publ. Nuttall Ornithol. Club*, Cambridge, 24: 83 pp.
- ROJAS-RUNJAIC, F. 2004. Un nuevo escorpión del género *Chactas Gervais* 1844 (Scorpiones: Chactidae) de una cueva en la Sierra de Perijá, Venezuela. *Revista Ibérica de Aracnología (Zaragoza)*, 10: 245-253.
- ROJAS, L., Y. RAMIREZ, R. MCNEIL, M. MITCHELL & G. MARIN. 2004. Retinal morphology and electrophysiology of two Caprimulgiformes birds: the cave-living and nocturnal oilbird (*Steatornis caripensis*) and the crepuscularly and nocturnally foraging common pauraque (*Nyctidromus albicollis*). *Brain, Behavior and Evolution*, 64(1): 19-33.
- RODRÍGUEZ, G. & C. BOSQUE. 1990. A stygobiont crab, *Chaceus caecus* n. sp., and its related stygophile species, *Chaceus motiloni* Rodríguez 1980 (Crustacea, Decapoda, Pseudoscorpionidae) from a cave in the

- Cordillera de Perijá, Venezuela. *Mémoires de Bioespéologie*, 17: 127-134.
- RODRÍGUEZ, G. & F. HERRERA. 1994. A new Troglophilic Crab, *Chaceus turikensis*, from Venezuela, and additional notes on the Stygobiont Crab *Chaceus caecus*, Rodríguez & Bosque 1990 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Mémoires de Bioespéologie*, 21.
- RUFFO, S. 1957. Una nuova specie troglobia di Hyaella del Venezuela (Amphipoda, Talitridae). (Viaggio in Venezuela di Nino Sanfilippo IV). *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. G. Doria*, Genova, 69: 363-369.
- SANFILIPPO, N. 1958. Descrizione di *Trogloguignotus concii* n. gen n. sp. di Dytiscidae freatobio. (Viaggio in Venezuela di Nino Sanfilippo V). *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. G. Doria*, Genova, 70: 159-164.
- SILHAVY, V. Opiliones of the suborder Gonyleptomorphi from the American caves, collected by Dr. P. Strinati. *Rev. Suisse Zool.*, 86(2): 321-334.
- SOARES, E. & S. AVRAM. 1981. Opiliones du Venezuela. *Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza*, 20: 75-95.
- SOARES, E. & S. AVRAM. 1982. Opiliones du Venezuela. II. *Trav. Inst. Spéol. E. Racovitza*, 21 : 19-27.
- SOARES, E. & S. AVRAM. 1987. Opiliones du Venezuela. III. In: Decú et al. (Ed.). Fauna hipógea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. *Inst. Espeol. E. Racovitza* (Rumania) & *Soc. Venezol. Espeol.* (Venezuela). Bucarest, pp: 73-80.
- STEINMANN, H. 1979. A new species of earwig (Dermaptera: Labiidae) from Venezuela. *Entomol. monthly Mag.*, 115: 9-10.
- STOCK, J. & L. BOTOSANEANU. 1983. Première découverte d'Amphipodes Gammaridae du groupement des Hadziides dans les eaux souterraines de l'Amérique du Sud. *Bijdr. Spéol.*, 53(1) : 158-164.
- STRINATI, P. 1971. Recherches biospéologiques en Amérique du Sud. *Ann. Spéol.*, 26(2) : 439-450.
- SZYMCZAKOWSKI, W. 1975. Formes cavernicoles d'Adelopsis brunneus Jeann. du Venezuela et de l'île de Trinidad (Coleoptera : Catopidae). *Bol. Soc. Venezolana Espeol.*, 6(11) : 13-24.
- TABARACU, I. & D. PLATVOET. 2000. La morphologie de l'estomac de *Calabozoa pellucida* (Isopoda, Calabozoidea). *Trav. Inst. Speol. E. Racovitza* (Bucarest), 36: 63-71.
- TANNENBAUM, B. & P. WREGE. 1978. Ecology of the guácharo (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *Bol. Acad. Cienc. Fis. Mat. y Nat.*, 39(142): 121-137.
- TRAJANO, E. & P. GNASPINI NETTO. 1993. Biological survey of Los Laureles and El Samán caves, Sierra de Perijá, Zulia, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeol.*, 27: 29-32.
- VALLE, A. & I. FOX. 1966. A new genus and species of mite from Venezuela (Acarina: Schizogyniidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59(2): 317-319.
- VANDEL, A. 1968. Isopodes terrestres. In: N. et J. Leleup. Mission zoologique belge aux îles Galapagos et en Ecuador, 1964-1965. 1 : 35-168.
- VAN LIESHOUT, S. 1983. Calabozoidea, a new suborder of stygobiont Isopoda, discovered in Venezuela. *Bijdragen tot de Dierkunde* (Amsterdam), 53(1): 165-177.
- VIGNOLI, V. & F. KOVAYIK. 2003. A new troglotic scorpion of the genus *Taurepania* González-Sponga, 1978 from Venezuela (Scorpiones, Chactidae). *Revista Ibérica Aracnología* (Zaragoza), 7: 127-131.
- VILLAREAL, O., C. SEÑARIS & C. DONASCIMIENTO. 2002. Contribución al conocimiento faunístico de Wei-Assipu-tepui, macizo del Roraima, con énfasis en la anurofauna y opiliofauna. *Bol. Soc. Venezolana Espeol.* 36: 46-50.
- VILORIA, A. 1993. Presencia de *Sarmientoia phaselis* (Hewitson, 1867) (Lepidoptera: Hesperidae) en dos cuevas del occidente de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Espeol.* 27: 24-25.
- VILORIA, A., F. HERRERA & C. GALÁN. 1992. Resultados preliminares del estudio del material biológico colectado en Mesa Turik y cuenca del Río Socuy. *Bol. Soc. Venezolana Espeol.* 26: 7-9.
- VILORIA, A., R. MILLER & G. RODRÍGUEZ. 2005. Conservación de los organismos troglobios y troglófilos venezolanos para su inclusión en las listas rojas de la IUCN y Libro Rojo de la fauna venezolana. Fichas de categorización de 17 especies. *IVIC. Ed. Provita & Fundación Polar*, Caracas. (Inédito).
- WEBER, N. A. 1943. New ants from Venezuela and neighboring countries. *Bol. Entomol. Venezolana*, 2(2): 67-78.
- WEKSLER, M., C.R. BONVICINO, I. OTAZU, & J.S. SILVA. 2001. Status of *Proechimys roberti* and *P. oris* (Rodentia: Echimyidae) from eastern Amazonia and central Brazil. *J. Mammalogy*, 82(1): 109-122.

