

LAS COMUNIDADES DE ROEDORES DE LOS ANDES VENEZOLANOS

Pascual J. Soriano, Amelia Díaz de Pascual,
José Ochoa G. y Marisol Aguilera

RESUMEN

Se describen la estructura taxonómica y asociaciones ecológicas de comunidades de roedores las tierras altas (>800 m) de Los Andes de Venezuela, a partir de la revisión de bibliografía, colecciones nacionales y prospecciones de campo. El análisis engloba cinco unidades ecológicas: selvas estacionales, selvas nubladas, páramos, bosques siempreverdes secos y arbustales espinosos. La lista incluye 39 especies, de las cuales 19 exhiben una distribución geográfica exclusivamente andina y cinco son endémicas. Se reconocen tres patrones de distribución geográfica: i) amplia dentro de la región; ii) restringida o endémica a la Cordillera de Mérida, y iii) restringida a la Cordillera Oriental. Las comunidades de selvas estacionales y nubladas, muestran las mayores riquezas (29 y 21 especies, respectivamente). La baja riqueza de los páramos (6) es el resultado de la acción conjunta de las severas condiciones del ambiente, su simplicidad estructural y su aislamiento geográfico, mientras que la de los bosques siempreverdes secos (7) requiere adicional esfuerzo de muestreo. Los arbustales espinosos no poseen especies propias y las pocas registradas (5), han penetrado a través de las selvas estacionales. Los géneros más diversificados (*Rhipidomys*, *Oecomys* y *Thomasomys*) muestran dos patrones de distribución altitudinal y ecológica: i) amplia, representada por *Rhipidomys*, y ii) restringida, representada por *Thomasomys*, que ocupa preferentemente las selvas nubladas y secundariamente páramos y *Oecomys*, que sólo habita las selvas estacionales. Por alojar la totalidad de los endemismos y no estar debidamente representadas en el sistema de parques nacionales, se recomienda una protección más integral de las selvas estacionales.

INTRODUCCIÓN

Los Andes de Venezuela representan un levantamiento tectónico integrado por un conjunto de sierras separadas por fallas, las cuales actúan como barreras geográficas condicionantes de los patrones de distribución de muchas especies de plantas y animales. Esta característica propicia la especiación alopátrida y la existencia de niveles altos de endemismos, lo que le confiere a la región andina un gran interés taxonómico, evolutivo y biogeográfico (Cuatrecasas, 1986; Patton *et al.*, 1990; Reig, 1986).

Como parte de la alta montaña tropical, los Andes manifiestan una gran heterogeneidad en el paisaje, a consecuencia de los procesos geomorfológicos y peculiaridades climáticas locales, que han permitido la diferenciación de comunidades vegetales particulares denominadas unidades ecológicas, asociadas a diferentes tipos de substratos y/o regímenes macro mesoclimáticos; a menudo alternándose en gradientes altitudinales, donde ocurre una disminución de la diversidad así como un reemplazo de especies (Sarmiento *et al.*, 1971).

Los patrones de distribución de los pequeños mamíferos y la estructura de sus comunidades están fuertemente asociados con la heterogeneidad espacial y temporal del hábitat (Andrade, 1993). Los roedores no escapan a esta consideración y, pese a las controversias relativas a la sistemática de algunos grupos, se tiene una idea razonablemente aproximada de su diversificación en los Andes (Reig, 1986; Wilson y Reeder, 1993), pero que dista mucho de ser completa en cuanto a su repartición en las unidades ecológicas. Por otra parte, su baja vagilidad en relación a otros mamíferos los hace interesantes como sujetos de estudio, a la hora de interpretar su repartición geográfica y ecológica.

Tomando en cuenta estos planteamientos, se pensó necesario elaborar un diagnóstico que permita actualizar el listado de las especies de roedores presentes en los Andes venezolanos y caracterizar las comunidades asociadas con las principales unidades ecológicas de la región. La información resultante constituye un aporte para el conocimiento de la mastofauna que típica a los ambientes de montaña del norte de América del sur y representa un elemento de utilidad para el diseño de medidas orientadas a la protección de áreas naturales representativas de la diversidad biológica regional.

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación geográfica

Los Andes venezolanos constituyen una prolongación de la Cordillera Oriental de los Andes de Colombia; se extienden unos 425 km hacia el noreste, entre 7° 30' y 10° 10' de latitud N y desde 69° 20' a 70° 50' de longitud O, hasta la Depresión de Lara (González, 1980; Vivas 1992). Esta cadena montañosa representa 4% del territorio venezolano (Schubert y Vivas, 1993) y en ella pueden distinguirse dos segmentos (Fig. 1): uno que recorre desde el Nudo de Pamplona hasta el Macizo de El Tamá (Distritos Junín y Páez de los estados Táchira y Apure, respectivamente), donde una discontinuidad denominada Depresión del Táchira, lo separa del otro, llamado Cordillera de Mérida. Este último ocupa parte de los estados Táchira, Mérida, Barinas, Trujillo, Portuguesa y Lara, separando de esta manera la cuenca del lago de Maracaibo de la región de Los Llanos (Monasterio y Reyes, 1980).

Principales unidades ecológicas

Para los efectos del presente estudio, se consideraron las cinco unidades ecológicas de mayor

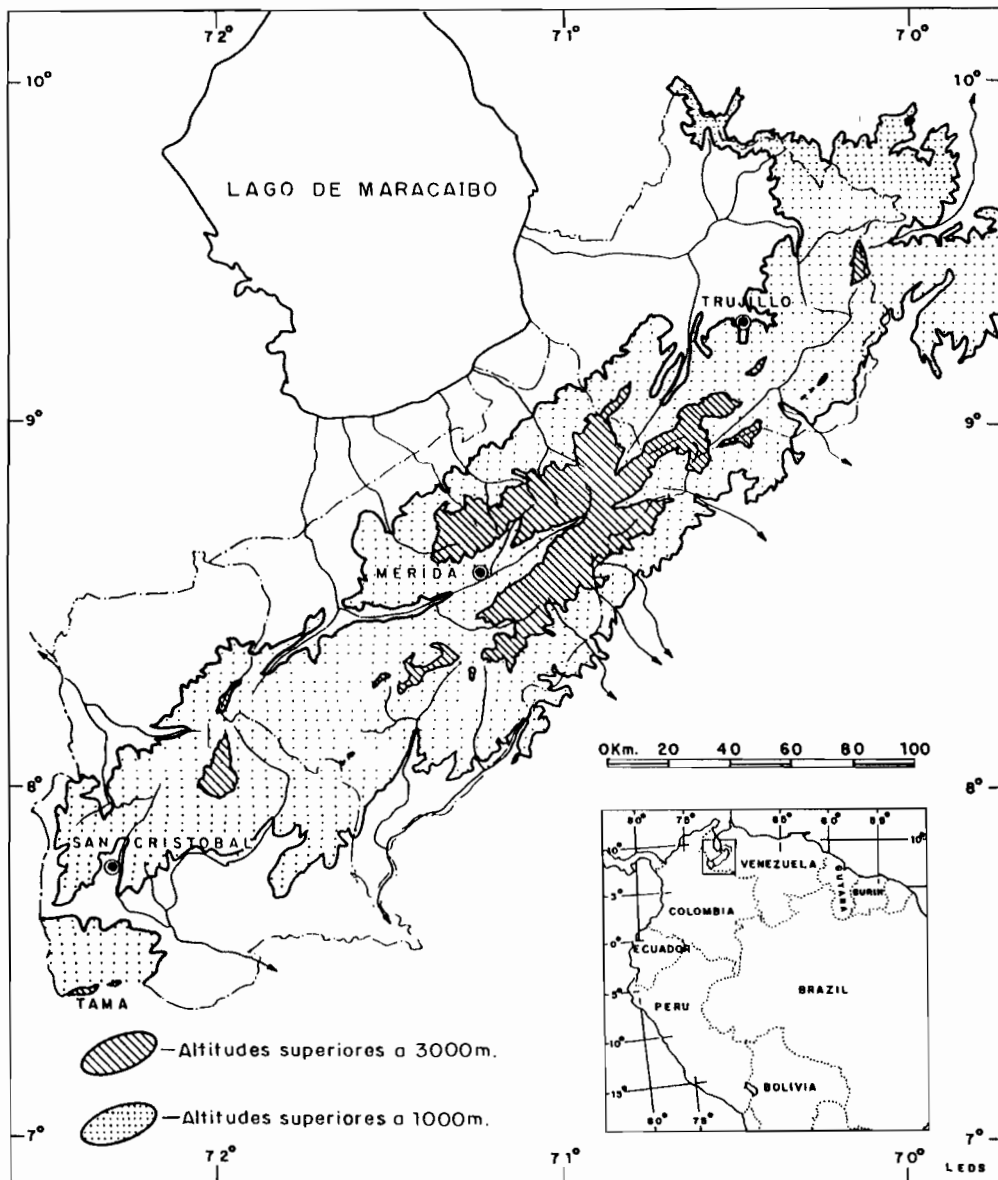


Figura 1. Ubicación geográfica de los Andes de Venezuela. La cota de los 1000 m delimita el área de estudio y permite reconocer la separación entre el macizo de El Tamá y la Cordillera de Mérida.

cobertura representadas por encima de los 800 m de elevación, con la finalidad de distinguir las formaciones vegetales de tierras altas de las selvas de menor altitud. A continuación se resumen los rasgos distintivos de cada una de ellas (Ataroff y Sarmiento, com. pers.).

Selva estacional

Esta selva presenta un dosel entre los 20 y 25 m, con elementos emergentes que pueden alcanzar 30 m. En este estrato destacan especies de los géneros *Spondias*, *Tabebuia*, *Cedrela*, *Ficus*, *Heliocarpus*, *Erythrina*, *Inga*. En seguida puede apreciarse un estrato intermedio entre 12 y 20 m, cuyas especies características pertenecen a los géneros *Vismia*, *Miconia*, *Cecropia*, *Piper*, *Solanum*, *Montrichardia* y *Urena*. En el estrato herbáceo destacan aráceas y ciclantáceas de los géneros *Anthurium* y *Asplundia*, respectivamente. Muchas de las especies importantes son caducifolias, las lianas y las epífitas son escasas. Una característica ecológica relevante de esta unidad es la presencia de una estación seca, que puede variar entre uno y tres meses. La temperatura media anual varía, dependiendo de la altitud, entre 16 y 23°C.

En las cuencas húmedas, esta unidad ocupa los niveles comprendidos entre los 800 y 1700 m, conformando un cinturón más o menos continuo tanto en la vertiente del lago de Maracaibo como en la de Los Llanos, mientras que en las cuencas secas se restringe a selvas de galería en las terrazas de desborde de los ríos y a las quebradas permanentes dentro del mismo gradiente altitudinal.

Esta unidad ha sido objeto desde tiempos precolombinos de una intensa actividad humana. Así, pese a su extensa cobertura, hoy en día es muy difícil encontrarla en su forma original pues ha sido modificada o sustituida para el cultivo de café, cítricos, caña de azúcar, ganadería o asentamientos humanos.

Selva nublada

Esta denominación engloba una compleja variedad de selvas higrófilas que constituyen el piso superior de bosques continuos en los Andes. Son bosques de 25 a 35 m de altura con varios estratos arbóreos, dosel irregular y una riqueza de árboles que varía entre 40 y 60 especies por hectárea, en su mayoría perennifolias que exhiben una gran variedad de epífitas (bromeliáceas, orquidiáceas, aráceas, piperáceas y pteridofitas). Entre las especies más características de los estratos arbóreos pueden mencionarse los géneros *Mauria*, *Cordia*, *Brunellia*, *Montanoa*, *Weinmannia*, *Clusia*, *Podocarpus*, *Decussocarpus*, *Heliocarpus*, *Trema* y *Vochysia*. El rasgo más característico del estrato arbustivo y herbáceo es la presencia de especies de helechos arborescentes de la familia Cyatheaceae; en estos estratos también destacan especies de los géneros *Arthrostyidium*, *Chusquea*, *Canna*, *Gaultheria*, *Chamaedorea*, *Piper*, *Psychotria*, *Renalmia*.

Bajo condiciones climáticas favorables, estas selvas ocupan el piso altitudinal comprendido entre los 1700 y 3000 m. Las temperaturas medias anuales oscilan entre 18 y 10°C, con variaciones entre el día y la noche de 6 a 8°C. La precipitación anual, varía entre 1000 mm y

2600 mm. Otros factores como la nubosidad y las neblinas diarias están estrechamente asociados a este tipo de vegetación, confiriendo al ambiente altos niveles de humedad relativa, amortiguando las variaciones diurnas de temperatura y al mismo tiempo disminuyendo la insolación.

Páramo

Dentro de esta unidad se reconocen dos grandes subtipos (Monasterio, 1980): páramo andino, ubicado entre 2800 y 4000 m y el páramo altiandino, correspondiente a la franja de los 4000 a 4800 m. Además de su situación altitudinal, estos subtipos pueden reconocerse por la composición de florística, cobertura vegetal, temperaturas medias mensuales, máximas, mínimas y frecuencia de heladas. En el presente trabajo sólo caracterizaremos el páramo andino, por provenir de este subtipo la mayor parte de la infomación.

El páramo andino comprende una gran variedad de formaciones vegetales, donde al menos se distinguen dos estratos: uno superior, arbustivo y abierto, cuya altura puede variar de acuerdo a la localidad, entre 0.5 y 4.0 m, dominado por especies de asteráceas de la tribu Espeletini, los llamados frailejones, de los géneros *Espeletia*, *Coespeletia*, *Espeletiopsis*, *Libanothamnus* o *Ruilopezia* y algunos arbustos, como *Hypericum*, *Chaetolepis*, *Pernetia*, *Hesperomeles* y *Arcytophyllum*; el estrato inferior es herbáceo, su altura varía entre 0 y 40 cm, y la cobertura entre 2 y 80%; está dominado por especies en forma de cojín, de los géneros *Aciachne* y *Arenaria*, rosetas acaules como: *Hypochoeris*, *Acaena*, *Calandrinia*, *Geranium*, plantas herbáceas como *Senecio*, *Sisyrinchium*, *Castilleja* y gramíneas de los géneros *Agrostis*, *Poa*, *Calamagrostis* y *Bromus* (Monasterio, 1980).

Los aspectos climáticos que caracterizan este ambiente son las grandes variaciones diarias de temperatura, acompañadas frecuentemente de heladas nocturnas y oscilaciones estacionales del balance hídrico a través del año (Monasterio y Reyes, 1980). La temperatura media anual varía, de acuerdo con la altitud, entre 4 y 10°C. La precipitación total anual oscila entre 650 y 1800 mm.

Bosque siempreverde seco ¶

Se trata de un bosque bajo que, de acuerdo a las condiciones locales, puede llegar hasta arbustal abierto. El bosque promedio tiene un estrato superior arbóreo de 3 a 5 m, con dosel abierto en el que destacan especies de los géneros: *Clusia*, *Oyedaea*, *Psidium*, *Hesperomeles*, *Vaccinium*, *Weinmannia* y *Dodonaea*. El estrato inferior es arbustivo, mucho más denso, llega a 1.5 m y especies más importantes representan a los géneros: *Cavendishia*, *Myrsine*, *Symplocos*, *Mercetia*, *Stevia*, *Baccharis*, *Gnaphalium*, *Eugenia*, *Monochaetum*, *Epidendrum* y el helecho *Pteridium aquilinum*.

Altitudinalmente, el bosque siempreverde seco puede encontrarse entre 1600 a 2700 m. En cuencas secas, su límite superior es el páramo andino y el inferior el arbustal espinoso, mientras que en las cuencas más húmedas, sus límites superior e inferior, respectivamente, son la selva nublada facie alta y la selva estacional. Aunque con estructura y fisonomía de la

vegetación muy similar, se reconocen dos tipos de bosque siempreverde seco: el bosque siempreverde seco facie baja, entre los 1600 y 2000 m y el bosque siempreverde seco facie alta, entre los 2000 y 2700 m. La precipitación anual oscila entre 500 y 1000 mm y la temperatura media anual, de acuerdo a la altitud, varía entre 18 y 10°C. Temperaturas relativamente altas y bajas precipitaciones, determinan un déficit hídrico de cuatro a seis meses.

Arbustal espinoso

La intensa intervención antrópica a la que han estado sometidos los arbustales espinosos por acción de la tala y el sobrepastoreo de caprinos, ha seleccionado la presencia de especies espinosas, que caracterizan este tipo de ambientes. Actualmente se aprecian como bosques abiertos donde se distinguen tres estratos, uno arbóreo de 3 a 4 m de altura media, donde dominan especies de leguminosas de los géneros *Prosopis* y *Acacia* y emergen las cactáceas columnares de los géneros *Stenocereus*, *Subpilocereus* y *Pilosocereus*; un estrato arbustivo de 0.5 a 2 m, donde destacan los géneros *Croton*, *Cordia*, *Jatropha*, y *Opuntia*; y el estrato más bajo (de 0 a 40 cm), donde las especies más conspicuas son también cactáceas y pueden mencionarse los géneros *Opuntia*, *Melocactus* y *Mammillaria*. Los árboles presentan algunas epífitas vasculares como peperomiáceas, bromeliáceas y orquídeas.

El rasgo climatológico característico es el déficit hídrico la mayor parte del año, cuyos valores de precipitación total varían de 450 a 550 mm anuales, siguiendo un patrón tetraestacional. La temperatura media anual es de 17.3°C en las localidades de mayor elevación y de 25.5°C en las de menor altitud (Andressen y Ponte, 1973).

Esta unidad ha sido objeto desde tiempos precolombinos de una intensa actividad humana. Así, pese a su extensa cobertura, hoy en día es muy difícil encontrarla en su forma original pues ha sido modificada o sustituida para el cultivo de café, cítricos, caña de azúcar, ganadería o asentamientos humanos.

METODOLOGÍA

La primera fase de este estudio consistió en una revisión exhaustiva de la bibliografía y de las colecciones zoológicas nacionales en las que hay depositado material andino, en particular la Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes (CVULA), el Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG) y el Museo de Ciencias Naturales de Guanare (MCNG). Para la revisión bibliográfica se empleó principalmente las referencias de Aagaard (1982), Cabrera (1961), Díaz de Pascual (1988), Handley (1976), Péfaur y Díaz de Pascual (1982) y Soriano *et al.* (1990). La nomenclatura taxonómica utilizada sigue los criterios presentados en la obra editada por Wilson y Reeder (1993). Para asignar una determinada especie a una unidad ecológica particular se tomó en cuenta la ubicación geográfica de la localidad y su elevación. Esta etapa permitió hacer un diagnóstico preliminar de la composición de las comunidades en las diferentes unidades

ecológicas consideradas y detectar áreas críticas que requerían de esfuerzo adicional de captura para completar los inventarios.

En la segunda fase se instrumentó un programa de colectas en las áreas identificadas previamente, con el objetivo de complementar la información disponible. En este sentido, las unidades ecológicas consideradas fueron las selvas estacionales, selvas nubladas y páramos del estado Táchira. Para ello se seleccionaron lugares poco intervenidos, donde se efectuaron las colectas empleando trampas Sherman, National y Victor, cubriendo la mayor parte de los diferentes microhábitats terrestres, acuáticos y arbóreos. Se realizó un esfuerzo global de trapeo de 15 414 trampas-noche. Todo el material colectado se encuentra depositado en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes, en Mérida y la Estación Biológica de Rancho Grande, en Maracay.

Adicionalmente se estimaron las abundancias relativas de algunas especies seleccionadas, para lo cual se sumaron los esfuerzos y éxitos de captura correspondientes a este trabajo con aquellos publicados por Aagaard (1982), Díaz de Pascual (1988), Péfaur y Díaz de Pascual (1982) y Soriano *et al.* (1990). De esta manera, los esfuerzos de muestreo (trampas-noche) acumulados por unidad ecológica fueron los siguientes: 8639 en selva estacional, 29 699 en selva nublada y 22 817 en páramo.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza de especies y patrones de distribución geográfica

Al menos 39 especies de roedores, agrupadas en ocho familias, habitan los Andes de Venezuela (cuadro 1), lo que representa 46.4% de las especies registradas en el país (Soriano y Ochoa, 1997). La familia Muridae constituye el taxón más diversificado, el cual integra 71.8% de los roedores conocidos para la región. Este patrón de dominancia corresponde con las tendencias encontradas para la familia en todo el territorio venezolano (Ochoa *et al.*, 1993; Soriano y Ochoa, 1997) y el resto de América del Sur (Reig, 1986). Por el contrario, la baja representación de la familia Echimididae dentro del área estudiada (tres especies), contrasta con los resultados obtenidos para otras regiones como la Guayana venezolana (Ochoa *et al.*, 1993), donde representa 18.75% de los taxa pertenecientes al orden Rodentia.

Aunque los Andes ocupan sólo 4% de la superficie del país, la relación especie-área alcanza valores de 10.69×10^{-4} spp./km². Dicha relación representa un orden de magnitud más elevado que los valores correspondientes a otras áreas del territorio nacional, incluyendo la región Guayana (estados Delta Amacuro, Bolívar y Amazonas), donde han sido registradas 1.17×10^{-4} spp./km².

De acuerdo con los datos representados en el cuadro 1, 46% de las especies inventariadas (19 especies señaladas con *) exhiben una distribución geográfica exclusivamente andina. Sin embargo, entre ellas se pueden distinguir tres patrones generales de repartición: i) amplia dentro de la región (AD), es decir, la Cordillera de Mérida y al menos parte de la Cordillera

Oriental colombiana, donde las especies *Aepeomys lugens*, *Agouti taczanowskii*, *Akodon bogotensis*, *Chilomys instans*, *Thomasomys laniger*, ejemplifican este caso; ii) restringida o endémica de la Cordillera de Mérida (CM), es decir, del lado oriental de la depresión del Táchira, este es el caso de *Neusticomys mussoi*, *Oecomys flavicans*, *Olallamys edax*, *Oryzomys meridensis* y *Thomasomys vestitus*, y iii) restringidas a la Cordillera Oriental (CO), denominación que incluye algunas especies cuya distribución más oriental termina en el macizo de El Tamá; *Chibchanomys trichotis*, *Oligoryzomys griseolus*, *Rhipidomys fulviventis*, *Thomasomys aureus* y *T. hylophilus* ilustran esta situación. Mención especial merece *Rhipidomys venustus*, cuya área de repartición abarca la Cordillera de Mérida y se extiende hasta la Cordillera de la Costa (Handley, 1976; Wilson y Reeder, 1993), lo cual la convierte en una especie endémica de Venezuela, pero no exclusiva de los Andes.

La revisión de las colecciones arrojó el primer registro de *Sigmodontomys alfari* para la región andina. Esta especie había sido referida como *Oryzomys alfari* para el piedemonte de la sierra de Perijá (Handley, 1976). El ejemplar de referencia, un macho adulto (CVULA-I-1248), proviene de La Azulita, en la vertiente del lago de Maracaibo, a 1000 m de elevación.

Distribución ecológica

Al examinar la composición de especies en las diferentes unidades ecológicas evaluadas (cuadro 1) se aprecia un claro gradiente de riqueza, donde las selvas estacionales exhiben el mayor número de especies (29), seguidas por las selvas nubladas (21) y los páramos (7). Consideramos que los esfuerzos efectuados en cada una de estas tres unidades han sido suficientes para ofrecer una idea razonablemente completa de su composición; por consiguiente, los aspectos que las distinguen obedecen a diferencias intrínsecas entre ellas. La disminución en el número de especies que presentan las selvas nubladas con respecto a las selvas estacionales están claramente asociadas con el gradiente altitudinal, el cual impone a los habitantes de las selvas nubladas condiciones térmicas más severas, con la consecuente reducción en riqueza. En el caso de los páramos, se combina la simplicidad estructural del ambiente con las condiciones climáticas extremas predominantes, lo que ocasiona la drástica reducción observada en el número de especies.

Mención aparte merecen los bosques siempreverdes secos y los arbustales espinosos, donde sólo se registraron siete y seis especies, respectivamente (cuadro 1). Aunque es de esperar que la riqueza de roedores en los bosques siempreverdes secos sea menor que en las selvas estacionales y nubladas, debido a las condiciones de humedad más rigurosas y a su menor complejidad, consideramos que los valores obtenidos hasta ahora no reflejan la diversidad real de esta unidad y más bien constituyen el resultado de muestreos insuficientes. Una evidencia de esta situación es el caso de *Sciurus granatensis*, que indudablemente se encuentra en esta unidad, pero aún no se ha confirmado su presencia.

A diferencia de lo planteado para los bosques siempreverdes secos, los arbustales espinosos si estarían evidenciando una menor diversificación de sus comunidades de roedores, ya que los inventarios realizados en esta unidad se consideran lo suficientemente representativos

Cuadro 1. Familias y especies de roedores registradas en cinco unidades ecológicas de los Andes de Venezuela

Taxa	Distribución	Unidades ecológicas				
		SE	SN	P	BSS	AE
Sciuridae						
<i>Sciurus granatensis</i>	AD	X	X		?	?
Heteromyidae						
<i>Heteromys anomalus</i>	AD	X	X			
Muridae						
* <i>Aepeomys lugens</i>	AD	X	X	X	X	
* <i>Akodonbogotensis</i>	AD		X	X	X	
<i>A. urichi</i>	AD	X	X	X	X	
* <i>Chibchanomys trichotis</i>	CO		X			
<i>Nectomys squamipes</i>	AD	X				
* <i>Chilomys instans</i>	AD		X			
* <i>Ichthyomys hydrobates</i>	AD	X	X	X		
* <i>Melanomys caliginosus</i>	AD	X				
<i>Microrhizomys minutus</i>	AD	X	X	X	X	
<i>Neacomys tenuipes</i>	AD	X				
* <i>Neusticomys mussoi</i>	CM	X				
<i>Oecomys bicolor</i>	AD	X				
<i>O. concolor</i>	AD	X				
* <i>O. flavicans</i>	CM	X				
<i>O. trinitatis</i>	AD	X				
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	AD	X	X			X
* <i>O. griseolus</i>	CO		X			
* <i>O. meridensis</i>	CM	X	X		X	
<i>Rhipidomys couesi</i>	AD	X				X
<i>R. venezuelae</i>	AD	X				
<i>R. venustus</i>	AD	X	X			
* <i>R. fulviventer</i>	CU		X			
<i>Sigmodon hispidus</i>	AD	X				X
<i>Sigmodontomys alfari</i>	R	X				
* <i>Thomasomys aureus</i>	CO		X			
* <i>T. hylophilus</i>	CO		X			
* <i>T. laniger</i>	AD		X	X	X	X
* <i>T. vestitus</i>	CM	X	X			
Erethizontidae						
<i>Coendu prehensilis</i>	AD	X				X
* <i>Sphiggurus vestitus</i>	AD	X	X			

Cuadro 1, continúa

Taxa	Distribución	Unidades ecológicas				
		SE	SN	P	BSS	AE
Dinomyidae						
* <i>Dinomys branickii</i>	AD	X				
Dasyproctidae						
<i>Dasyprocta leporina</i>	AD	X				
Agoutidae						
<i>Agouti paca</i>	AD	X				
* <i>A. taczanowskii</i>	AD		X	X		
Echimyidae						
<i>Proechimys poliopus</i>	AD	X				
<i>P. sp. nov.</i>	AD	X				
* <i>Olallamys edax</i>	CM		X			

* restringida a la región andina; CO restringida a la Cordillera Oriental (Colombia) y macizo de El Tamá (Venezuela); CM endémica de la Cordillera de Mérida; R primer registro de la especie para la Cordillera de Mérida. Las unidades ecológicas comprenden: selva estacional (SE), selva nublada (SN), páramo (P), bosque siempreverde seco (BSS) y arbustal espinoso (AE).

de su variabilidad espacial y temporal. Adicionalmente, los datos de campo indican la ausencia de roedores típicos de esta formación vegetal, así como una composición taxonómica que pudiera ser, en parte, consecuencia de la penetración de algunas especies provenientes de las selvas estacionales circundantes, a través de las galerías de los ríos y quebradas, como es el caso de *Coendu prehensilis* y *Thomasomys laniger*. Por otra parte, Péfaur y Pérez (1996) refieren a *Oecomys bicolor*, *O. concolor*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Microryzomys minutus* para esta formación ecológica; sin embargo, no consideraron en este análisis debido a que los ejemplares testigo de estas especies no están depositados en la CVULA. Tomando en cuenta estas observaciones, y dado que la selva estacional, la selva nublada y el páramo constituyen las unidades ecológicas de mayor cobertura en la región, las cuales representan además una continuidad en el gradiente altitudinal y sus inventarios se consideran completos, la información recopilada para estas tres formaciones vegetales ha sido utilizada para comparar los patrones de distribución altitudinal que presentan las diferentes especies de roedores registradas en los andes venezolanos (Fig. 2). Entre los aspectos más resaltantes se puede apreciar que algunos de los taxa conocidos en tierras bajas (<800 m), tales como: *Oligoryzomys*

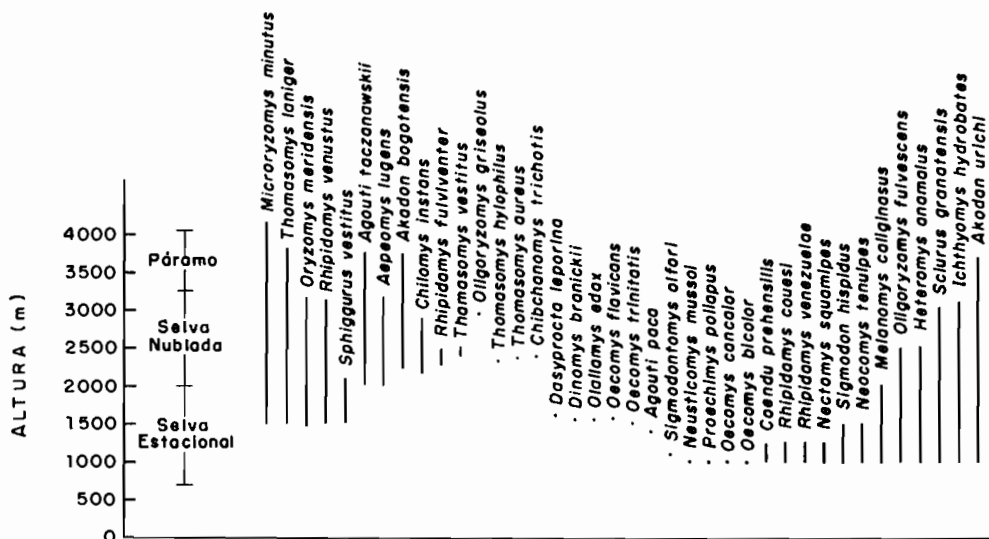


Figura 2. Distribución altitudinal de las especies de roedores de los Andes de Venezuela.

fulvescens, *Nectomys squamipes*, *Ripidomys couesi*, *R. venezuelae*, *Sigmodon hispidus* y *Sigmodontomys alfari*, amplían su distribución altitudinal hasta el límite superior de las selvas estacionales; sin embargo, muy pocas alcanzan las cotas correspondientes a las selvas nubladas. Por otra parte, las selvas estacionales comparten algunas especies con las selvas nubladas: *Aepeomys lugens*, *Akodon urichi*, *Ichthyomys hydrobates*, *Oryzomys meridensis*, *Ripidomys venustus*, *Thomasomys vestitus* y *Sphiggurus vestitus*.

Tres especies son consideradas como elementos típicos de las selvas nubladas (*Chilomys instans*, *Thomasomys aureus* y *T. hylophilus*), mientras que el resto de los roedores registrados en esta unidad amplían sus distribuciones ecológicas hacia otras formaciones vegetales contiguas; seis de estas especies conforman las comunidades asociadas con los páramos: *Akodon bogotensis*, *Microrizomys minutus*, *Aepeomys lugens*, *Thomasomys laniger*, *Agouti taczanowskii* y *Oryzomys meridensis*. Estos resultados coinciden con los datos publicados por Hershkovitz (1958), quien señaló la inexistencia de roedores cuyas distribuciones se restringen a los ambientes parámeros. No obstante, en el caso de *A. bogotensis*, sus preferencias ecológicas lo relacionan más con lugares abiertos de cobertura herbácea o gramínea (Aagaard, 1982; Díaz de Pascual, 1994). Resultados semejantes han sido referidos por López-Arévalo y Montenero-Díaz (1993) y López-Arévalo *et al.* (1993) en la reserva de Carpanta de la Cordillera Oriental, Colombia.

Es importante destacar que las comunidades de roedores de las selvas nubladas y estacionales, además de que poseen el mayor número de especies en común, en conjunto

constituyen la totalidad de la lista de especies de la región (cuadro 1). Las selvas estacionales alojan 29 especies (74% del total regional), de las cuales nueve (47.4%) son endémicas de los Andes. Asimismo, en estas selvas se encuentran representadas cuatro de las cinco especies endémicas de la Cordillera de Mérida (80%). Por su parte, las selvas nubladas poseen 21 especies (51% del total regional), de las cuales cuatro son endémicas (80%) y doce son exclusivas de la región (63%); entre estas últimas, *Chilomys instans*, *Oligoryzomys griseolus*, *Chibchanomys trichotis*, *Akodon bogotensis* y *Olallamys edax* se conocen únicamente en localidades ubicadas por encima del límite inferior de esta unidad.

Los datos de éxito de trapeo nos permitieron analizar la abundancia relativa de algunas especies dentro de su distribución ecológica (Fig. 3). Así, *Heteromys anomalus* es un elemento característico de las selvas estacionales, en las cuales despliega su mayor abundancia y disminuye drásticamente al comenzar las selvas nubladas; *O. meridensis* muestra su mayor abundancia en las selvas estacionales, entre los 1500 y los 2200 m, declinando por encima y por debajo de este intervalo. Por su parte, *A. lugens* exhibe sus máximas abundancias en las selvas nubladas, en el intervalo 2250-2750 m, mientras que *T. laniger* parece mostrar una preferencia por las selvas nubladas altas. *A. bogotensis* se restringe a las formaciones de páramo, aunque lo hemos detectado en el piso de las selvas nubladas, pero en ambientes antropizados (línea punteada de la Fig. 3).

Comentarios taxonómicos y biogeográficos

En las selvas estacionales se observa una alta diversificación de los géneros *Oecomys*, y *Rhipidomys*, de manera que casi 50% de las especies registradas en Venezuela, se encuentran representadas en esta unidad; sin embargo, ambos taxa alcanzan su máxima diversificación en la Guayana (Ochoa et al., 1993). El género *Oecomys*, parece ser característico de selvas de baja y mediana elevación; en las selvas estacionales andinas está representado por cuatro especies de las cuales *O. flavicans* es endémica de la región andina (cuadro 1). De la misma manera, el género *Rhipidomys* está representado, en las selvas estacionales, por tres especies, de las cuales *R. fulviventris* constituye un nuevo endemismo y su distribución ecológica alcanza las selvas nubladas.

El fenómeno inverso se observa con el género *Thomasomys*, cuyos componentes son exclusivamente andinos y están restringidos a selvas estacionales, nubladas y páramos, con su máxima representación en las selvas nubladas (Fig. 2). Dentro de este gradiente pareciera haber una sustitución del género *Oecomys* a género *Thomasomys*, según se pase de selva estacional a la nublada; lo que resulta de particular interés, si se considera dentro de estas comunidades, que ambos taxa integran el gremio de los roedores semiarborícolas. Un patrón de distribución similar fue encontrado para las especies de *Thomasomys* de los Andes de Perú (Patton, et al., 1990).

El género *Akodon* está representado en Venezuela por dos especies *A. urichi* y *A. bogotensis*, la primera de ellas con una distribución amplia dentro del gradiente ecológico evaluado, mientras que *A. bogotensis* se restringe a las selvas nubladas y páramos. Creemos

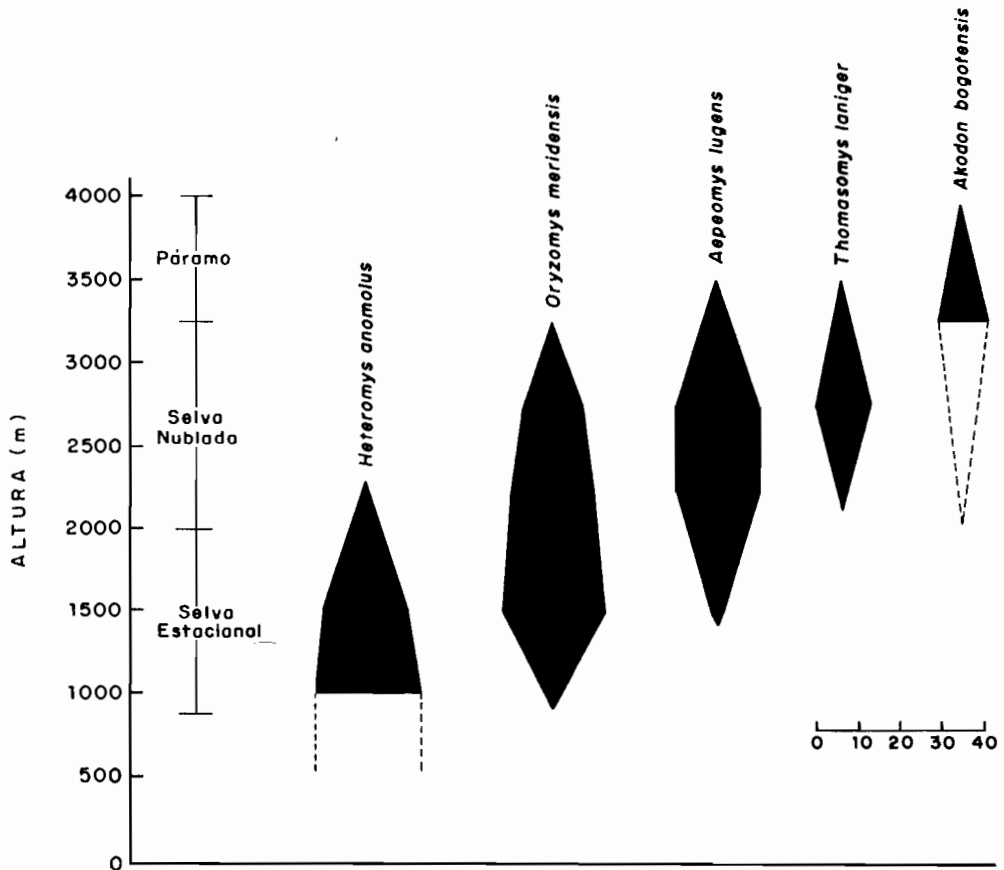


Figura 3. Abundancia relativa de las especies: *Aepeomys lugens*, *Akodon bogotensis*, *Heteromys anomalus*, *Oryzomys meridensis* y *Thomasomys laniger* (expresada en número de animales capturados por 10 000 trampas-noche), en el gradiente altitudinal y por unidad ecológica.

conveniente examinar la identidad taxonómica de las poblaciones de esta última, a la luz del modelo de especiación parapátrida o de gradiente, como ha sido referido por Patton *et al.* (1990). Así, dada su distribución altoandina, cabe esperar que el morfotipo de la Cordillera de Mérida sea distinguible del resto de las poblaciones andinas, en virtud de su posible aislamiento geográfico. En el mismo orden de ideas, pensamos que debería examinarse la identidad de los representantes venezolanos asignables a *T. laniger* y a *Chilomys instans*.

En Venezuela, el género *Oryzomys* está representado por cinco especies, de las cuales *O. meridensis* es la única registrada en la región andina y constituye un reconocido complejo de

especies (Aguilera, 1995). Cuya amplia distribución se extiende desde las selvas estacionales hasta las selvas nubladas, incluyendo los bosques siempreverdes secos; estas diferentes poblaciones, muestran una variación morfológica asociada posiblemente al gradiente altitudinal (Rivas, 1993). Recientes estudios cariológicos revelan que en el complejo de *O. albigularis* pueden distinguirse, en los Andes venezolanos, al menos dos formas: una de ellas asignable a *O. meridensis* Thomas (1894), que ocupa los estados Lara, Trujillo y Mérida, y otra aún no descrita, localizada en la represa de Uribante del estado Táchira (Aguilera et al., 1995). Consideramos importante realizar estudios bioquímicos y/o morfométricos que permitan establecer las relaciones filogenéticas entre estas poblaciones.

Atención y esfuerzo especial deben ponerse en la colecta de roedores acuáticos de los géneros *Chibchanomys*, *Ichthyomys* y *Neusticomys*, pues estos ichthiominos parecen haber tenido su mayor radiación adaptativa en los Andes (Voss, 1988; Ochoa y Soriano, 1991). En ellos se reúnen dos aspectos importantes: i) una vagilidad extremadamente baja, impuesta por su elevada dependencia de los recursos existentes en cuerpos de agua permanentes y ii) la dificultad inherente a su captura, repercutiendo en su escasa representación en las colecciones y museos.

Prioridades para la conservación

El alto índice de riqueza y endemismos que caracterizan a las selvas estacionales andinas (cuadro 1), se ven amenazados por un marcado fraccionamiento y una intensa actividad antrópica, producto de las explotaciones agropecuarias desarrolladas en esta unidad; la misma constituye el llamado «piso del café», asentamiento de los principales poblados y ciudades de la región. La situación se hace más dramática si se considera que esta formación vegetal carece de una adecuada representación dentro del sistema venezolano de áreas bajo protección estricta, por lo que resulta prioritario la toma de medidas tendientes a salvaguardar su integridad. Por otra parte, aunque la expansión de la frontera agropecuaria en los Andes de Venezuela también ha afectado a las selvas nubladas, aún existe una amplia superficie en condiciones prístinas que ha sido incorporada en su mayoría a los Parques Nacionales y otras figuras proteccionistas.

Finalmente, es necesario resaltar la atención especial que requiere el bosque siempreverde seco y el arbustal espinoso. La primera de estas unidades constituye una prioridad en el diseño de futuros inventarios zoológicos, debido a la escasa información disponible sobre la estructura y composición de sus comunidades animales. La segunda debe considerarse en el corto plazo dentro de las estrategias orientadas a la conservación de los ambientes naturales que caracterizan a los Andes venezolanos, sobre todo si se evalúa el incremento acelerado en las tasas de degradación y pérdida de esta unidad ecológica, como resultado de procesos urbanísticos asociados con los poblados de mayor importancia. Dichas estrategias deben combinar el esfuerzo de todas aquellas instituciones interesadas en la protección y el manejo de la diversidad biológica que tipifica a la región andina, tomando en cuenta además los compromisos que en este sentido han adquirido los gobiernos regionales.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento a M. Ataroff y L. Sarmiento por habernos facilitado su manuscrito inédito sobre las unidades ecológicas del estado Mérida. J. Murillo y R. Gavidia efectuaron buena parte de los inventarios de campo. El mapa base de la figura 1 fue aportado gentilmente por E. La Marca. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT) y el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad de Los Andes (CDCHT-ULA), a través de las subvenciones RP-VII-240056 y C-564-92-01-A, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Aagaard, E. M. J. 1982. Ecological distribution of mammals in the cloud forest and paramos of the Andes, Mérida, Venezuela. Tesis Ph. D., Colorado State University, Boulder. 276 p.
- Aguilera, M., A. Pérez-Zapata y A. Martino. 1995. Cytogenetics and karyosystematics of *Oryzomys albigularis* (Rodentia, Cricetidae) from Venezuela. *Cytogenet Cell Genet* 69:44-49.
- Andrade, G. 1993. Carpanta: selva nublada y páramo. Fundación Natura Colombia. Editorial Presencia, Bogotá. 256 p.
- Andressen, R. y R. Ponte. 1973. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Climatología e hidrología. Facultad de Ciencias Forestales, Escuela de Geografía, Universidad de Los Andes, Mérida. 135 p.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. II. (Sirenia - Perissodactyla - Artiodactyla - Lagomorpha - Rodentia - Cetacea). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Zoología* 4:309-732.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletinae in the Andes. *In: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.) High altitude tropical biogeography.* Oxford University Press and American Museum of Natural History, New York. pp. 267-303.
- Díaz de Pascual, A. 1988. Aspectos ecológicos de una microcomunidad de roedores de selva nublada, en Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 42(145):93-110.
- Díaz de Pascual, A. 1994. The rodent community of the Venezuelan cloud forest of Merida. *Polish Ecological Studies* 20(3-4):155-161.
- González, C. 1980. Geografía de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas. Ediciones Foninves, Caracas. 407 p.
- Handley, C. O., Jr. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1-91.
- Herskovitz, P. 1958. A geographical classification of neotropical mammals. *Fieldiana Zoology, new series* 36:583-620.
- López-Arévalo, H., O. Montenegro-Díaz y A. Cadena. 1993. Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica de Carpanta, en la Cordillera Oriental colombiana. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 28:193-210.
- López-Arévalo, H. F. y O. L. Montenegro-Díaz. 1993. Mamíferos no voladores de Carpanta. *In: G. I. Andrade (ed.) Carpanta: selva nublada y páramo.* Fundación Natura, Bogotá, Colombia. pp. 166-187.

- Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *In*: M. Monasterio (ed.) Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida. pp. 93-158.
- Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. *In*: M. Monasterio (ed.) Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida. pp. 47-91.
- Ochoa, J. y P. J. Soriano. 1991. A new species of water rat, genus *Neusticomys* Anthony, from the Andes of Venezuela. *Journal of Mammalogy* 72:97-103.
- Ochoa, J., C. Molina y S. Giner. 1993. Inventario y estudio comunitario de los mamíferos del Parque Nacional Canaima, con una lista de las especies registradas para la Guayana venezolana. *Acta Científica Venezolana* 44:245-262.
- Patton, J. L., P. Myers y M. F. Smith. 1990. Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern andean slopes of Peru. *In*: G. Peters y R. Hutterer (eds.) *Vertebrates in the tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn. pp. 355-371.
- Péfaur, J. E. y A. Díaz de Pascual. 1982. Small mammal species diversity in the Venezuelan Andes. *Acta Zoologica Fennica* 173:57-59.
- Péfaur, J. y R. Pérez. 1996. Zoogeografía y variación espacial y temporal de algunos vertebrados epígeos de la zona xerófila de la cuenca media del río Chama, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 9(1):15-38.
- Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high andean rodents. *In*: F. Vuilleumier and M. Monasterio (eds.) *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press. London. pp. 404-439.
- Rivas, B. 1993. Variación geográfica en poblaciones de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Cricetidae). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida. 103 p.
- Sarmiento, G., M. Monasterio, A. Azocar, E. Castellano y J. Silva. 1971. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Vegetación natural. Oficina de Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, Escuela de Geografía, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 63 p.
- Schubert, C. y L. Vivas. 1993. El Cuaternario de la Cordillera de Mérida, Andes venezolanos. Universidad de Los Andes / Fundación Polar, Mérida. 345 p.
- Soriano, P. J., A. Utrera y M. Sosa. 1990. Inventario preliminar de los mamíferos del parque nacional General Cruz Carrillo (Guaramacal), Estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 7:83-99.
- Soriano, P. J. y J. Ochoa. 1997. Lista de los mamíferos de Venezuela. *In*: E. La Marca, E. (ed.) *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, vol. I. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Mérida. pp. 203-225.
- Vivas, L. 1992. Los Andes venezolanos. Academia Nacional de la Historia, Caracas. 250 p.
- Voss, R. S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyne rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259-493.
- Wilson, D. y D. Reeder. 1993. *Mammal species of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington. 1206 p.