

Arbustales Xerófilos.

PASCUAL J. SORIANO

*Departamento
de Biología
Facultad
de Ciencias*

UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES

ADRIANA RUIZ

*Centro de
investigaciones
Ecológicas
de los Andes
Tropicales*

*Facultad
de Ciencias*

UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES

- ¹ Los ecosistemas áridos de Venezuela constituyen formaciones vegetales que han sido llamadas vulgarmente cardonales, cujizales o espinares, debido a la presencia de cactáceas columnares conocidas como cardones y especies leñosas achaparradas muy espinosas, principalmente mimosáceas, como los cujies (VILA *et al.* 1965). El común denominador en estos ecosistemas es la escasez de agua, lo que constituye un factor restrictivo para muchos de los procesos vitales y una presión selectiva para el establecimiento y sobrevivencia de la mayoría de las especies que los habitan. Bajo esta condición de sequía la dinámica de los ecosistemas áridos, de todas las regiones del planeta, gira en torno a la economía de este recurso (GIBSON y NOBEL 1986).
- ² El origen y distribución de las actuales regiones áridas de Suramérica, se remonta cronológicamente al Mioceno (CROIZAT 1954). Sus relaciones ecológicas y biogeográficas se han explicado utilizando afinidades florísticas (SARMIENTO 1972, 1975, 1976) e interpretaciones biogeográficas de la distribución actual de la fauna y flora, como producto de las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno (HAFFER 1979, RIVERO-BLANCO y DIXON 1979). Las características actuales de algunas de estas regiones son consecuencia de las barreras montañosas impuestas por la Cordillera de los Andes. Sólo en los extremos norte y sur (región Caribe y en la Patagonia), los climas secos sobrepasan los límites de esta Cordillera, pero aún así, permanecen en contacto directo con ella (SARMIENTO 1975). Esta conexión permitió que los Andes fueran utilizados como ruta biogeográfica para la migración de un gran número de especies de plantas y animales adaptados a condiciones ambientales xerofíticas (SARMIENTO 1975). Por lo tanto, la diferenciación actual de estos taxa se debe a recientes procesos de especiación, debido al aislamiento geográfico en que se encuentran muchas de estas áreas, constituyendo refugios de fauna y flora (HERNÁNDEZ *et al.* 1992).
- ³ En Venezuela, las asociaciones vegetales dominantes que constituyen estos ecosistemas están determinadas por las condiciones físicas del ambiente, especialmente por el déficit hídrico, aunado a la permeabilidad del sustrato, baja capacidad de retención y desarrollo incipiente del perfil de los suelos. A estas condiciones primarias, se adiciona el intenso y continuo disturbio de tipo antrópico que ha transformado notablemente su fisonomía. Desde tiempos precolombinos estos ecosistemas han sufrido el impacto de la acción del hombre, siendo lugar de asentamientos humanos importantes, donde la extracción de recursos, tales como madera, leña y carbón, así como el pastoreo de caprinos, ha producido su degradación. Es por eso que la diversidad florística y faunística de los ecosistemas áridos, que actualmente conocemos, acusan distintos grados de reducción y representan, en una gran proporción, vegetación de sucesiones secundarias (EWEL y MADRIZ 1968, SMITH y GARCÍA 1991, SMITH y RIVERO 1991, SARMIENTO *et al.* 1971).

Distribución geográfica

- ⁴ Las formaciones vegetales áridas de Venezuela ocupan una superficie total de 41.023 km², lo cual representa el 4,5 por ciento del territorio nacional (MATTEUCCI 1986). Estos ecosistemas pueden dividirse en dos grandes grupos: el primero, ocupa áreas de tierras bajas, con altitudes comprendidas entre el nivel del mar y los 600–700 m, con-

formando un cinturón angosto, casi continuo a lo largo de la costa Caribe, desde la Península de Araya hasta la Península de la Guajira, incluyendo algunas islas, como Margarita, La Tortuga, La Orchila y Los Roques, entre otras. Además de estas áreas costeras, la vegetación árida penetra al interior de la parte norte de la Cuenca del Lago de Maracaibo, la depresión del Río Unare, así como la región de montañas bajas y depresiones de los estados Lara y Falcón (FIGURA 1, PÁG. 700). El segundo grupo, se encuentra conformando pequeños enclaves ubicados en la Cordillera de los Andes, desde 400 m hasta 2.600 m, aislados entre sí por formaciones vegetales húmedas.

- ⁵ Durante el Pleistoceno, estas áreas estuvieron conectadas con la formación árida de la costa Caribe (SARMIENTO 1975) pero, en la actualidad, forman una cadena de «islas» a lo largo de la Cordillera, desde el Ecuador hasta Colombia y Venezuela. En estos enclaves, la altitud ha determinado dos tipos ecológicamente divergentes en razón de sus características climáticas: el primer tipo está constituido por aquellos ubicados en altitudes inferiores a 1.800 m, de clima macrotérmico y verdaderamente similares en ecología, flora y vegetación, con los de la costa Caribe (SARMIENTO 1972, 1975). Se reconocen, al menos, cuatro áreas bien definidas en los Andes de Venezuela: La Puerta (estado Trujillo), Lagunillas (estado Mérida), Ureña y La Quinta (estado Táchira). El segundo tipo, está conformado por enclaves de tierras altas (>1.800 m), se caracterizan por climas meso o microtérmico y bajas precipitaciones. La vegetación presenta especies y características xeromórficas, pero posee pocos rasgos en común con la de la costa Caribe, lo que se evidencia, entre otros aspectos, por la ausencia de cactáceas columnares. Estos enclaves se encuentran principalmente en el páramo de Cendé y los valles altos de los ríos Chama y Mocotíes (SARMIENTO 1976).

CARACTERÍSTICAS ABIÓTICAS

CLIMA

- ⁶ Los promedios anuales de precipitación pueden oscilar entre 125 y 800 mm, mostrando patrones que difieren de acuerdo a la región geográfica. En la costa litoral, las lluvias se concentran en los meses de noviembre-enero, siguiendo un patrón biestacional, mientras que en los enclaves áridos interandinos, se observa un patrón tetraestacional, en el cual las precipitaciones ocurren en los lapsos abril-mayo y septiembre-octubre (FIGURA 1, PÁG. 700). Las bajas precipitaciones, características de estas zonas áridas, son el resultado de la divergencia y subsidencia de las masas de aire en la costa litoral y en las islas, mientras que en las lomas de los estados Lara y Falcón y en los Andes se deben a sombras de precipitación (MATTEUCCI 1986).
- ⁷ El régimen de temperaturas es isotermo y los valores medios anuales presentan diferencias de acuerdo a la altitud. En la costa litoral, en las islas y en la región Lara-Falcón, las temperaturas son elevadas (25–30°C), mientras que en los enclaves andinos estos valores pueden oscilar entre los 25 y 12°C, debido a las diferencias de altitud (SARMIENTO 1976). Los aportes por concepto de precipitaciones, en general, están por debajo de la evapotranspiración potencial, lo cual ocasiona un déficit hídrico casi todo o todo el año (VILA 1975, EWEL Y MADRIZ 1968), siendo este el factor ecológicamente más importante en la determinación de la vegetación natural. Aunque las zonas áridas de Venezuela se encuentran bajo una variedad de condiciones ambientales de índole climática, es importante mencionar que también existen otros determinantes de carácter edáfico y/o antrópico.

SUELOS

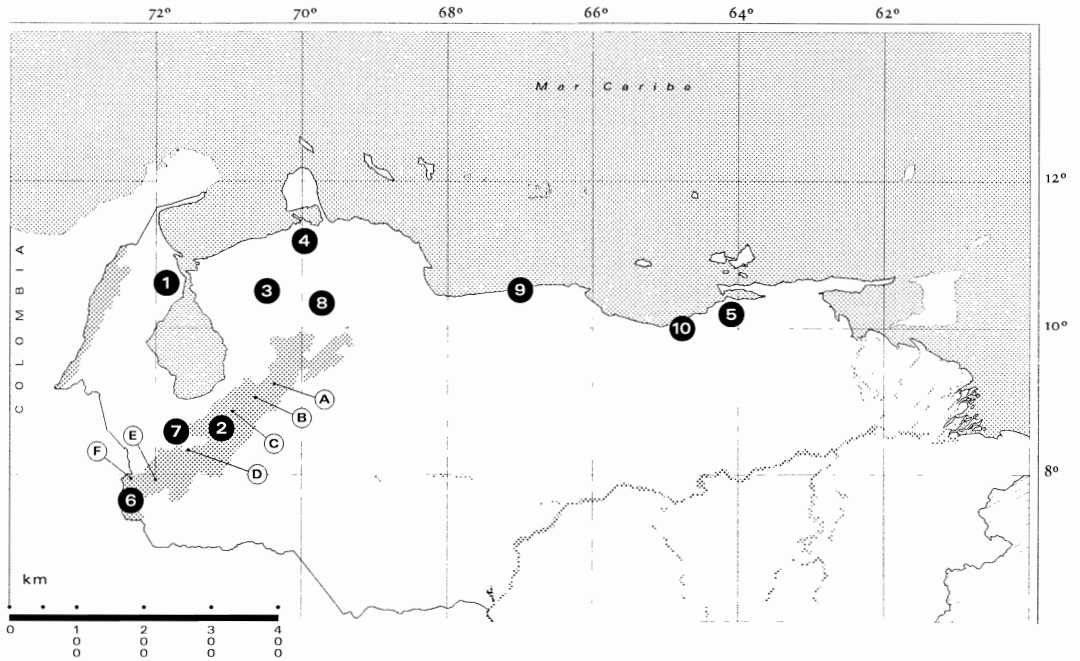
- ⁸ En general, los suelos son superficiales y pedregosos (litosoles), con horizontes poco diferenciados (entisoles), pobres en materia orgánica y fósforo (COMERMA 1974). En la costa Caribe son arcilloso-arenosos, de origen aluvial cuaternario, de relieve bajo y plano (MATTEUCCI 1986). En la región Lara-Falcón son arcillosos pero, debido a las pendientes de las lomas, la escorrentía es superior a la infiltración, provocando frecuentes procesos erosivos (EWEL y MADRIZ 1968). En los Andes, las formaciones xerofíticas aparecen fundamentalmente sobre sedimentos cuaternarios, así como en las formaciones La Quinta y Mucuchachí (SARMIENTO *et al.* 1971). Los suelos son de textura franco arcillosa por causa de la baja consolidación de los sedimentos de las terrazas, la presencia de fuertes pendientes y el material saturado que aumentan los procesos erosivos externos e internos, acentuando la aridez del hábitat (FERRER 1991).

CARACTERÍSTICAS BIÓTICAS

FISONOMÍA DE LA VEGETACIÓN

- ⁹ Las formaciones vegetales áridas han sido llamadas de diferentes formas, según el sistema de clasificación utilizado (SARMIENTO 1972, 1975, 1976, MATTEUCCI 1986, VARESCHI 1992, VEILLON 1994, 1995, EWEL y MADRIZ 1968, HUBER y ALARCÓN 1988). Ewel y Madriz (1968) diferencian 6 unidades, pero incluyen erróneamente dentro de una misma unidad diferentes tipos fisonómicos de vegetación. Veillon (1995) denominó estas formaciones como bosques xerófilos. Estos estudios han seguido la clasificación bioclimática de Holdridge (1957), sin tener en cuenta que existe una gran variación local en la fisonomía de la vegetación, relacionada con diferencias en topografía, suelo, humedad, exposición y actividad humana. Huber y Alarcón (1988) utilizaron criterios florístico-fisonómicos, los clasifican bajo las denominaciones de cardonales, arbustales y matorrales xerófilos. Matteucci (1986) reconoce un gradiente de altura y cobertura de la vegetación, distinguiendo dos unidades básicas, que denomina matorrales y cardonales, que Vareschi (1992) denomina espinares y cardonales. En este trabajo, seguiremos el criterio establecido por Sarmiento (1975, 1976), donde se tienen en cuenta, tanto características climáticas como tipos de vegetación. Para la vegetación, denominaremos a estas unidades ecológicas como arbustales espinosos *sensu lato*.
- ¹⁰ El arbustal espinoso *sensu lato* (FIGURA 2, PÁG. 706) se define como una unidad fisonómica caracterizada por un estrato superior, cuyo dosel, entre 3–6 m de altura, puede mostrar diferentes grados de apertura y está constituido principalmente por mimosáceas, cesalpináceas y caparidáceas de los géneros *Prosopis*, *Acacia*, *Cercidium* y *Capparis*. Como emergentes, se observan cactáceas columnares de los géneros *Stenocereus*, *Subpilocereus* y *Pilosocereus*, las cuales pueden alcanzar los 6–8 m de altura. También presenta un estrato intermedio entre 0,5 y 2 m, donde destacan especies de los géneros *Croton*, *Opuntia*, *Jatropha*, *Cnidoloscus*. El estrato inferior, entre 0 y 0,5 m, se caracteriza por la presencia de plantas herbáceas de los géneros *Lantana*, *Digitaria*, *Evolvulus*, *Sida*, *Sporobolus*, y los géneros de cactáceas: *Opuntia*, *Mammillaria* y *Melocactus*.
- ¹¹ Los arbustales espinosos presentan variaciones en su fisonomía que responden al balance hídrico particular a que están sometidos, lo cual se manifiesta en el grado de apertura del dosel y la importancia relativa de las cactáceas columnares. De esta manera, en un gradiente de humedad, más a menos favorable, pueden distinguirse dos tipos fisonómicos generales:

FIGURA 1. Distribución de las zonas áridas de Venezuela y caracterización climática de algunas localidades seleccionadas.
(modificado de SARMIENTO 1976, MATTEUCCI 1986).

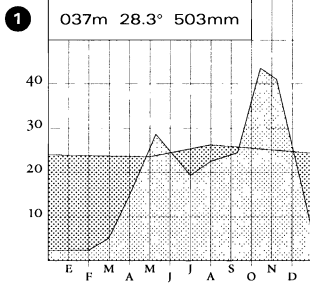


Las letras representan los enclaves andinos de:

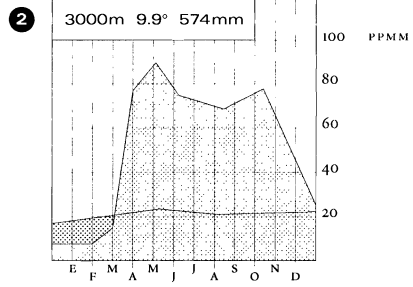
- A. Cendé
- B. La Puerta
- C. Mucuchíes
- D. Lagunillas
- E. La Quinta
- F. Ureña

TEMPERATURA °C

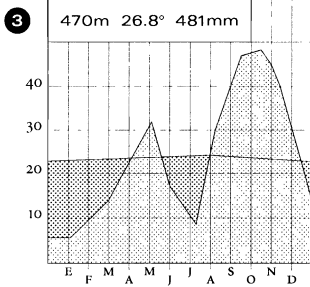
Maracaibo



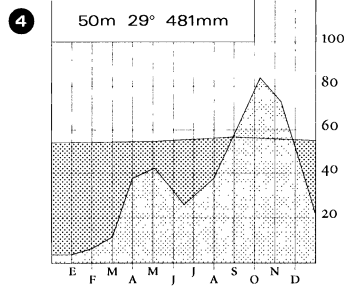
Mucuchies



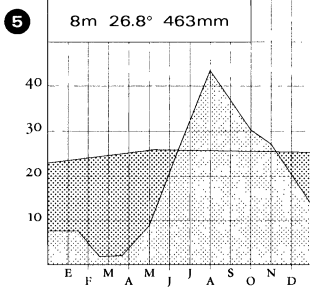
San Francisco



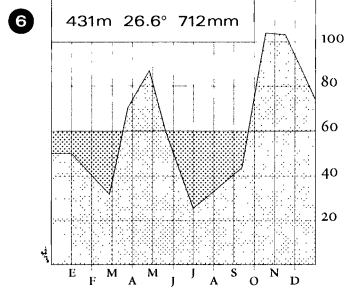
Sabaneta



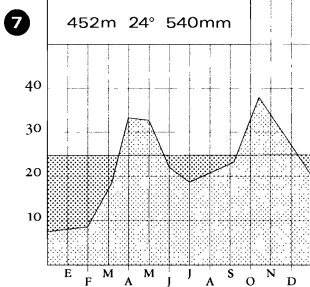
Cumaná



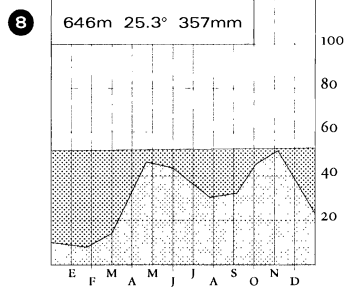
San Antonio



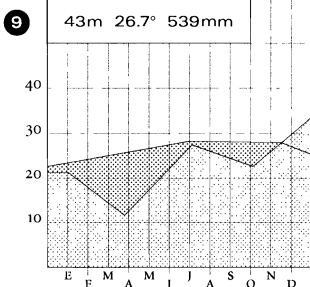
Estanques



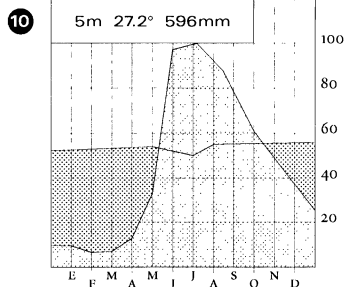
Bobare



Maiquetía



Barcelona



- 1 *Espinar* («Thorn woodland» *sensu* BEARD 1944, 1955): presenta un dosel de mimosáceas, más o menos cerrado y con poca abundancia de cactáceas emergentes. El estrato superior alcanza un máximo de seis metros, con especies de los géneros *Prosopis*, *Acacia*, *Cercidium* y en algunos casos *Pereskia* y *Plumeria*. Entre las cactáceas columnares podemos mencionar a *Cereus hexagonus* en la situación extrema de humedad. A medida que las condiciones hídricas son menos favorables, se abre el dosel y se observa la intromisión de los géneros *Stenocereus* y *Pilosocereus*. Algunas especies de bromeliáceas y orquidiáceas configuran un tapiz de epífitos, a menudo muy denso, sobre las ramas de los árboles. El estrato intermedio puede llegar a los dos metros y está conformado por arbustos de los géneros *Cordia*, *Croton*, *Jatropha* y *Opuntia*. El estrato inferior (menor de 50 cm), puede variar desde un suelo desnudo, hasta cubierto casi completamente por algunas bromeliáceas del género *Pitcairnia*; también, están presentes especies de los géneros *Lantana*, *Digitaria*, *Evolvulus*, *Sporobolus* y *Melocactus*; frecuentemente, se observa la presencia de plantas anuales que cubren estacionalmente el suelo.
- 2 *Cardonal* («Cactus o Thorn scrub» *sensu* BEARD 1944, 1955): en este tipo las mimosáceas del estrato superior exhiben un dosel abierto, que no supera los cuatro metros y las cactáceas columnares (cardones) adquieren una mayor importancia relativa o se convierten en dominantes absolutos («selva de suculentas», *sensu* VARESCHI 1992). El estrato intermedio está compuesto por rebrotes de *Prosopis* y *Acacia*. Debido a la mayor entrada de luz a los estratos bajos, en los cardonales es muy frecuente la presencia de cactáceas en cladodios del género *Opuntia*, así como globulares de los géneros *Melocactus* y *Mammillaria*. A menudo, pueden encontrarse mosaicos de espinar y cardonal en las mismas localidades, lo cual es el reflejo de diferencias en los aportes laterales de agua, debidas a las pendientes y capacidad de retención del suelo.

Diversidad florística

- ¹² La riqueza florística de las zonas áridas venezolanas es relativamente baja (MARCUSZI 1956, SMITH 1975, BLANCO 1976, HOYOS 1985, MATTEUCCI 1987, PONCE 1989, VEILLON 1994, 1995, BONO 1996, TRUJILLO y PONCE 1988, SARMIENTO *et al.* 1971, MATTEUCCI *et al.* 1982, RICO *et al.* 1996). Están representadas, al menos, 209 especies de leñosas repartidas en 95 géneros y 30 familias, de las cuales, las Cactaceae, Mimosaceae y Euphorbiaceae muestran las mayores diversificaciones (TABLA 1, PÁG. 704). Con la excepción de las cactáceas, no se reconocen especies endémicas; sin embargo, algunas especies, aunque de amplia distribución, pueden ser calificadas como exclusivas de estos ambientes, tales como: *Cercidium praecox*, *Prosopis juliflora*, *Acacia macracantha*, *A. tortuosa*, *Croton aryrophyllus*, *C. flavens*, *Bastarda viscosa*, *Pavonea gigantea* y las cactáceas columnares *Stenocereus griseus*, y especies del género *Pilosocereus* son quizás las más características y frecuentes en estos ambientes.
- ¹³ Con relación a los endemismos, tomaremos como ejemplo la familia Cactaceae, que muestra su máxima diversificación en las zonas áridas. En las zonas áridas venezolanas se han registrado 34 de las 46 especies referidas para el país (FERNÁNDEZ 1979, PONCE 1989, TRUJILLO y PONCE 1988), mostrando un índice de endemismos del 32 por ciento (TABLA 2, PÁG. 705). Se ha postulado que los arbustales espinosos de la costa Caribe y de los enclaves interandinos pueden haberse comportado como centros secundarios de especiación de este grupo o puente y/o extremo de rutas migratorias de sur a norte por el eje andino, o de norte a sur por Centroamérica y Las Antillas (PONCE 1989).

Aunque la familia exhibe un sólo género endémico (*Subpilocereus*), restringido a la región norte de sur América (Venezuela y Colombia), aproximadamente el 77 por ciento de las especies registradas para Venezuela, muestran distribuciones geográficas restringidas a esta región (PONCE 1989).

Adaptaciones de las plantas y grupos funcionales

¹⁴ En estos sistemas, la economía del recurso hídrico se manifiesta en infinidad de respuestas adaptativas, que pueden apreciarse tanto en la anatomía como en la fisiología de los organismos que los habitan. No existe una estrategia única para todas las plantas de zonas áridas, por lo que describiremos algunas de las más importantes.

- *Pérdida estacional de biomasa.* Ciertas especies mueren o pierden parte de sus ramas o brotes, al no poder mantener la demanda de agua del ambiente, este es el caso de plantas anuales y efímeras, así como el de muchas leñosas, cuyo crecimiento efectivo se restringe al de años favorables. La caducifolia representa un caso particular de esta estrategia.
- *Modificación de las hojas en forma de espinas.* Esto reduce la evapotranspiración y constituye, también, una defensa contra herbívoros.
- *Afilia o ausencia permanente de hojas.* Permite reducir la pérdida de agua por evapotranspiración. Esta característica se presenta asociada con la presencia de espinas, suculencia y tallos fotosintéticos.
- *Tallos fotosintéticos.* Representa una alternativa a la pérdida estacional o ausencia de hojas. Todas las cactáceas y la cesalpiniácea *Cercidium praecox* ejemplifican esta estrategia.
- *Suculencia.* Permite el almacenamiento de agua durante la estación favorable, y mantener la actividad metabólica durante el resto del año. Ejemplo de esto lo constituyen las plantas de la familia Cactaceae y Agavaceae.
- *Tallos con costillas.* Esta característica le da un aspecto de «acordeón» a muchas especies de cactáceas, permitiendo la expansión y contracción estacional de sus troncos, provocadas por las variaciones en el volumen de agua almacenado en sus tejidos. Algunas especies pueden tolerar una pérdida de hasta el 82 por ciento de su contenido de agua. Además, estas estructuras aumentan la superficie de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa y la absorción de CO₂ (GIBSON y NOBEL 1986).
- *Metabolismo ácido crasuláceo (CAM).* Representa una variante fotosintética que permite la fijación nocturna del CO₂, con la subsecuente economía hídrica al reducir las pérdidas por transpiración durante el día. Todas las cactáceas y algunas especies de bromeliáceas y agaváceas poseen este tipo de metabolismo.

¹⁵ Entre las formas de crecimiento o grupos funcionales más relevantes que se aprecian en estos ambientes destacan las siguientes:

- *Cactus en forma de cladodios.* Esta forma de crecimiento consiste de segmentos de troncos suculentos aplanados o cilíndricos, unidos por una base muy estrecha, que funcionan en lugar de una hoja. El almacenamiento de agua no es tan eficiente como el de costillas, por lo cual las plantas en cladodio no pueden ocupar lugares donde la época seca se prolongue por más de seis meses (GIBSON y NOBEL 1986). La relativa fragilidad de las uniones entre estas unidades facilita la dispersión vegetativa de dichas especies. Las cactáceas del género *Opuntia* son los representantes más típicos de esta forma de crecimiento.

- *Leñosas achaparradas umbeliformes.* Son especies micrófilas, con espinas, cuya ramificación forma una especie de «embudo» de copa plana que dirige el agua de precipitación interceptada hacia el tronco de la planta, a la vez de permitir el paso de la luz a los estratos inferiores (VARESCHI 1992). Las mimosáceas y cesalpiniáceas representan este grupo funcional.
- *Forma de roseta.* Esta forma de crecimiento permite dirigir el agua de precipitación hacia el centro de la roseta. Al mismo tiempo, sus hojas lisas condensan, durante la noche, parte del agua contenida en el aire, en virtud del diferencial térmico que se establece entre la superficie foliar y el aire (precipitación horizontal). Las bromeliáceas y agaváceas, son ejemplos de esta forma de crecimiento.

INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

¹⁶ En las flores y frutos de las cactáceas columnares pueden reconocerse rasgos anatómicos y funcionales bien definidos, que favorecen, principalmente, a los murciélagos como agentes polinizadores (quiropterogamia) (NASSAR *et al.* 1997), así como a murciélagos y aves como agentes de dispersión de semillas (quiropterocoria y ornitocoria, respectivamente; SORIANO *et al.* 1991). Los frutos son carnosos y con altas cantidades de agua. Igualmente, el néctar y el polen de sus flores representan una fuente importante de proteína, agua y nutrientes.

TABLA 1. Número de géneros y especies pertenecientes a las familias de leñosas más frecuentes en las zonas áridas venezolanas.

Elaborada a partir de: MARCUZZI (1956), BLANCO (1976), HOYOS (1985), SMITH y RIVERO (1991) BONO (1996).

<i>familias</i>	<i>géneros</i>	<i>especies</i>	<i>familias</i>	<i>géneros</i>	<i>especies</i>
Achatocarpaceæ	1	1	Erythroxylaceæ	1	3
Agavaceæ	1	1	Euphorbiaceæ	10	29
Apocynaceæ	2	3	Fabaceæ	3	3
Bignoniaceæ	3	4	Flacourtiaceæ	1	3
Boraginaceæ	4	11	Malpighiaceæ	3	4
Cactaceæ	6	31	Malvaceæ	7	11
Cæsalpiniaceæ	6	12	Mimosaceæ	8	30
Capparidaceæ	1	7	Myrtaceæ	3	3
Celastraceæ	2	2	Nyctaginaceæ	1	1
Compositæ	9	10	Papilionaceæ	5	5
			Polygalaceæ	1	1
			Rubiaceæ	1	3
			Rutaceæ	2	4
			Sapindaceæ	2	2
			Sapotaceæ	1	2
			Simaroubaceæ	1	1
			Solanaceæ	1	1
			Sterculiaceæ	5	6
			Verbenaceæ	5	14
			Zygophyllaceæ	1	1
			TOTAL	97	209

¹⁷ Las interacciones entre cactáceas columnares y los murciélagos *Glossophaga longirostris* y *Leptonycteris curasoë* han sido estudiadas en algunos enclaves áridos de los Andes de Venezuela y Colombia, y en algunas islas del Caribe (PETIT 1995, NARANJO 1998, SOSA y SORIANO 1993, 1996, SORIANO *et al.* 1991, NASSAR *et al.* 1997, RUIZ *et al.* 1997). Estas especies habitan, preferentemente, ambientes áridos y son polinizadores y dispersores de sus semillas (SOSA y SORIANO 1996, SORIANO *et al.* 1991, RUIZ *et al.* 1997). La presencia de estos murciélagos, en algunas regiones áridas, está determinada por una suficiente oferta de recursos a lo largo del año, que en general ofrecen las cactáceas *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* (SOSA y SORIANO 1993, SORIANO *et al.* 1991, MARTINO *et al.* 1998). Además, exhiben patrones fenológicos complementarios, tanto en floración como en fructificación, lo cual les permite evitar la competencia por los «servicios» de polinización y dispersión. Igualmente, algunas aves, entre las que destaca el carpintero *Melanerpes rubricapillus* y la paraulata llanera *Mimus gilvus*, pueden ser considerados como importantes dispersores de semillas de estas cactáceas, debido a su eficiencia para retirar el compuesto inhibidor de la germinación, cuando pasan por su tracto digestivo (BOSQUE 1984, SILVIUS 1995, RENGIFO 1997, NARANJO 1998, WILLIAMS y ARIAS 1978).

TABLA 2. Lista tentativa de las especies y subespecies de Cactaceæ, exclusivas de las zonas áridas. Para los taxa endémicos se indica la región.

(*) endémicas y restringidas,
 (**) endémicas pero con amplia distribución en Venezuela,
 (***) con distribución restringida en Venezuela.

Fuentes: PONCE (1989), PONCE y TRUJILLO (1990).

especies y subespecies	región de endemismos
<i>Melocactus schatzlii</i> ***	Andes (Lagunillas)
<i>Melocactus andinus</i> ***	Andes (La Vega de Timotes y en El Morro)
<i>Opuntia bisetosa</i> *	Andes (Sierra de Portuguesa y Táchira)
<i>Opuntia schumannii</i> ***	Andes (San Pedro del Río, Ureña)
<i>Opuntia boldonghii</i> **	
<i>Opuntia caracassana</i> **	
<i>Opuntia curassavica</i> ***	La Guaira, Isla La Tortuga
<i>Opuntia depauperata</i> ***	Enclaves andinos, Cordillera de la Costa
<i>Opuntia</i> sp. nov. 1 *	Andes (Sierra de Portuguesa, Michelena y Ureña)
<i>Opuntia</i> sp. nov. 2 *	Lara-Falcón, Península de Araya
<i>Opuntia</i> sp. nov. 3 *	Andes (Sierra de Portuguesa)
<i>Opuntia</i> sp. nov. 4 *	Andes (sierras de Barbacoa y Portuguesa)
<i>Pilosocereus tillianus</i> *	Andes (Lagunillas)
<i>Subpilocereus mortensenii</i> *	Trujillo, Lara-Falcón
<i>Subpilocereus repandus micracanthus</i> *	Nor-Oriente (Nueva Esparta, Sucre, Monagas, Anzoátegui), islas Los frailes

DIVERSIDAD ZOOLOGICA

¹⁸ Las características climáticas, la baja complejidad ambiental y la baja productividad primaria de los ecosistemas áridos hacen que la fauna de estas regiones sea pobre en especies e individuos. Los estudios sobre la fauna son escasos y de carácter preliminar, y en su mayoría se limitan a listados fragmentarios de especies para los diferentes grupos zoológicos (MARCUIZZI 1950a,b, 1954, 1956, MUSSO 1962, ROZE 1964, YÉPEZ 1964,



FIGURA 2. Arbustal espinoso en la cuenca media del Río Chama, Lagunillas 800 m, estado Mérida.

HANDLEY 1976, BISBAL 1983a,b, 1990, BOSQUE 1984, YÚSTIZ 1991, PÉFAUR y PÉREZ 1995, RENGIFO 1997, SILVIUS 1995, PHELPS y DE SCHAUNSEE 1979, RIVERO-BLANCO y DIXON 1979, SMITH y RIVERO 1991). Entre los vertebrados, las aves destacan como el único grupo cuya diversidad puede calificarse de bien conocida (TABLA 3), sobrepasando ligeramente el centenar de especies, distribuidas en unas 30 familias. Sin embargo, los listados disponibles pueden haber sobrestimado el número de especies que verdaderamente habitan estos ambientes, en virtud de su proximidad e interdigitación con otros ambientes húmedos.

- ¹⁹ Entre los mamíferos, los murciélagos o quirópteros representan alrededor del 50 por ciento de las especies que habitan los ambientes de selvas húmedas del país, en virtud del amplio espectro de categorías funcionales que exhibe este grupo (SORIANO *et al.* 1999). En los ambientes áridos esta relación se mantiene (TABLA 3); sin embargo, al comparar la estructura funcional de las comunidades de quirópteros de las zonas áridas con la de una selva pluvial de baja altitud, se aprecian importantes diferencias en la representación de los distintos grupos funcionales que las conforman; si se compara una comunidad de una región árida que no posea zonas húmedas aledañas, como Paraguaná, esta comunidad muestra tres importantes diferencias funcionales con respecto a las de selvas húmedas: 1) una mayor importancia relativa de los insectívoros,

TABLA 3. Número de órdenes, familias y especies de Vertebrata que habitan las regiones áridas de Venezuela.

Fuente: HANDLEY (1976), SMITH y RIVERO (1991), RIVERO-BLANCO y DIXON (1979), PHELPS y MEYER DE SCHAUNSEE (1979).

<i>clase</i>	<i>orden</i>	<i>familias</i>	<i>especies</i>	<i>especies exclusivas</i>	<i>especies endémicas</i>
MAMMALIA	Didelphimorphia	1	3	1	
	Chiroptera	6	36	3	
	Xenarthra	2	3		
	Carnivora	3	7		
	Artiodactyla	2	3		
	Lagomorpha	1	1		
	Rodentia	6	13		
AVES	Tinamiformes	1	2		
	Falconiformes	3	9		
	Galliformes	2	3		
	Columbiformes	1	6	1	
	Psittaciformes	1	4	1	
	Cuculiformes	1	3		
	Strigiformes	2	4		
	Caprimulgiformes	1	3		
	Apodiformes	1	5		
	Piciformes	3	4		
	Coraciiformes	1	2		
	Passeriformes	13	47	4	3
	REPTILIA	Testudines	1	1	
Squamata		14	41	9	5
AMPHIBIA	Anura	4	11		
TOTAL		70	211	19	8

que podría aumentar si se toma en cuenta que los representantes de la familia Molossidæ pueden estar subestimados, 2) la categoría de los frugívoros está fuertemente deprimida, al no poseer frugívoros estrictos, 3) una mayor importancia relativa de las especies nectarívoras, las cuales, incidentalmente son los más importantes consumidoras de frutos, debido a sus relaciones mutualísticas con las cactáceas columnares. En contraste, las comunidades de Lara y del enclave de Lagunillas, al no estar totalmente aisladas de otros ambientes húmedos, son susceptibles de ser visitadas por especies procedentes de estos hábitats adyacentes, como frugívoros estrictos y representantes de otras categorías funcionales, por lo que aparentan ser más diversificadas en sus estructuras funcionales, mostrando mayor semejanza con las comunidades de selvas pluviales (RUIZ y SORIANO 1997). En el caso de las aves puede esperarse que este tipo de análisis arroje resultados semejantes.

- ²⁰ Merece destacarse la escasez de roedores de la familia Muridæ y la ausencia de Heteromidæ, en comparación con las regiones templadas de Sur y Norteamérica, las cuales promedian entre 4 y 8 especies con notables adaptaciones a las condiciones ambientales (SMITH y RIVERO 1991). La mayoría de las especies referidas para estos ambientes son propias de ambientes más húmedos, que penetran en las zonas áridas a través de las quebradas (SORIANO *et al.* 1998). Esta circunstancia puede establecer una diferencia fundamental en la dinámica del banco de semillas entre ambos sistemas, dada la condición de depredadores de semillas que ostentan los roedores.
- ²¹ En la Herpetofauna de las zonas áridas, los Squamata constituyen el grupo mejor representado (TABLA 3, PÁG. 707), en virtud de sus mayores capacidades de tolerancia a las condiciones ambientales. La baja diversidad de anfibios que se registra en los arbustales espinosos, se debe a la alta dependencia de este grupo por los cuerpos de agua, por lo que las especies presentes son terrestres, de amplia distribución geográfica y adaptabilidad a diferentes condiciones de hábitat (YÚSTIZ 1991).
- ²² No existe mucha información sobre insectos para estos ambientes; sin embargo, los Hymenoptera requieren una consideración especial, pues las hormigas representan un grupo muy diverso, que mantiene relaciones mutualistas con especies de Mimosáceas y Cactáceas que aún no han sido estudiadas, al igual que su papel como depredadoras de semillas. Creemos que en las zonas áridas venezolanas, las hormigas pueden desempeñar este papel funcional, por lo cual deben adelantarse estudios en tal dirección. Por otra parte, muchas abejas deben estar vinculadas a la polinización de, al menos, 15 especies de plantas fanerógamas de la región Lara-Falcón (SMITH 1975). Por otra parte, los coleópteros de la familia Tenebrionidæ han sido trabajados por Marcuzzi (1954) quien refiere 25 especies, de las cuales, al menos 15 de ellas son endémicas de Venezuela.
- ²³ Los endemismos registrados en las zonas áridas venezolanas, se localizan en su mayoría en la región insular (TABLA 4, PÁG. 709), cuya condición de aislamiento ha favorecido el proceso de especiación alopátrida. El resto de los endemismos referidos en la TABLA 4 pertenecen a localidades que también poseen situaciones geográficas aisladas, como es el caso de la Península de Paraguaná, la región Lara-Falcón y el enclave de Lagunillas. Sin duda, la prospección exhaustiva de todos los enclaves andinos deberá incrementar el número de endemismos.

TABLA 4. Lista tentativa de las especies y subespecies de Vertebrata exclusivas de las zonas áridas. Para los taxa endémicos se indica la región.
Fuentes: ROZE 1956, 1964, PHELPS y MEYER DE SCHAUENSEE 1979, SMITH y RIVERO 1991, RODRÍGUEZ y ROJAS SUÁREZ 1995.

taxón	especies y subespecies	regiones de endemismos
MAMMALIA	<i>Marmosa xerophila</i>	
	<i>Pteronotus parnellii paraguayensis</i>	Paraguaná
	<i>Leptonycteris curasoë</i>	
	<i>Rhogeessa minutilla</i>	
	<i>Odocoileus virginianus margaritæ</i>	Margarita
	<i>Silvilagus floridanus margaritæ</i>	Margarita
AVES	<i>Butorides striatus robinsoni</i>	Margarita
	<i>Speotyto cunicularia brachyptera</i>	Margarita
	<i>Amazilia tobaci alicie</i>	Margarita
	<i>Hypnelus ruficollis stoicus</i>	Margarita
	<i>Xiphorhynchus picus paraguayæ</i>	Paraguaná
	<i>Xiphorhynchus picus longirostris</i>	Margarita
	<i>Xiphorhynchus picus choica</i>	Costa Central
	<i>Quiscalus lugubris insularis</i>	Margarita y Los Frailes
	<i>Quiscalus lugubris orquillensis</i>	Los Hermanos
	<i>Quiscalus lugubris luminosus</i>	Los Testigos
	<i>Icterus nigrogularis helioeides</i>	Margarita
	<i>Coereba flaveola luteola</i>	Margarita, Cachicamo y Coche
	<i>Coereba flaveola frailensis</i>	Los Frailes
	<i>Coereba flaveola laurie</i>	Los Testigos
	<i>Coereba flaveola melanornis</i>	Costa de Falcón
	<i>Coereba flaveola lowii</i>	Los Roques
	<i>Coereba flaveola ferryi</i> ⁴	La Tortuga
	<i>Columba corensis</i>	
	<i>Cardinalis phoenicius</i>	
	<i>Arremonops tocuyensis</i>	Lara y Falcón
<i>Synallaxis albescens</i>	Lara y Falcón	
<i>Inezia tenuirostris</i>	Lara y Falcón	
REPTILIA	<i>Gonatodes vittatus roquensis</i>	Los Roques
	<i>Lepidoblepharis montecanoensis</i>	Paraguaná
	<i>Anolis onca</i>	
	<i>Ameiva bifrontata insulana</i>	Los Testigos
	<i>Ameiva provिताe</i>	Lagunillas
	<i>Cnemidophorus arenivagus</i>	Paraguaná
	<i>Cnemidophorus lemniscatus nigricolor</i>	Dependencias Federales
	<i>Tropidurus hispidus</i>	
	<i>Masticophis mentobarius</i>	
	<i>Micrurus meridensis</i>	Lagunillas
<i>Micrurus dissolucius</i>		
<i>Crotalus sp. nov. (cascabel serrano)</i>	Lagunillas	

ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS ZONAS ÁRIDAS

²⁴ La simplicidad en estructura y función de los ecosistemas áridos les confiere una baja estabilidad y capacidad de carga limitada (ciclaje de materia y flujo de energía), por lo que su persistencia en el tiempo depende de un presupuesto balanceado en energía y nutrientes que les permita responder a las perturbaciones, tanto naturales como antrópicas (*resiliencia*). Las prácticas de uso de la tierra han sobrepasado la capacidad de respuesta del sistema, disminuyendo gradualmente su resiliencia, hasta conducirlo a un deterioro irreversible (AYYAD 1986, MATTEUCCI y COLMA 1997). En las zonas áridas venezolanas es difícil encontrar áreas que puedan calificarse de «intactas» pues su fragilidad y la acción sostenida de la actividad humana, desde tiempos precolombinos, ha ocasionado diferentes grados de alteración sobre estos ambientes, que van desde la modificación de la cobertura vegetal, hasta la desertización total. Entre las causas más frecuentes de estos efectos se pueden enumerar las siguientes:

- 1 La cría extensiva de caprinos constituye el sistema de producción predominante en las zonas áridas, la cual se realiza sin un criterio adecuado de manejo de los rebaños y sin control sanitario, con la consecuente baja productividad y escasa rentabilidad de esta actividad (GARCÍA 1966). Mucho se ha discutido acerca del efecto pernicioso de los caprinos sobre los ecosistemas áridos; sin embargo, la única referencia al respecto, que permite hacer evaluaciones cuantitativas de su efecto en Venezuela, se relaciona con una experiencia de exclusión de caprinos conducida en una localidad del valle de Bobare, cercana a Barquisimeto, estado Lara (SMITH y GARCÍA 1991). Estos autores destacan que luego de 16 años de exclusión de caprinos, 10 de las 16 especies vegetales estudiadas exhibieron importantes incrementos, en número de individuos y en biomasa. Además, observaron la aparición de cinco nuevas especies de gramíneas en las parcelas de exclusión, como *Tournefortia psilostachya* y *Lantana achiranthifolia*, especies adaptadas a zonas áridas que han sido eliminadas por los caprinos y que no habían sido referidas previamente para esa región. Por otra parte, no se observó efecto sobre la densidad de especies como *Opuntia caribæa*, *O. caracasana*, *Bastarda viscosa* y *Stenocereus griseus*. Aunque, en general, pareciera que el sistema muestra señales de recuperación, esto sólo se evidenció en aquellas parcelas establecidas en depósitos coluviales, al mostrar importantes diferencias en riqueza de especies y cobertura con las parcelas ubicadas en las lomas, donde la pendiente hace que el sustrato sea más susceptible a la acción erosiva de las precipitaciones.
- 2 La explotación excesiva de especies vegetales, como el cardón (*Subpilocereus repandus*), el cují (*Prosopis juliflora*), la vera (*Bulnesia arborea*), las cuales son empleadas, actualmente, en la manufactura de artículos utilitarios, estantillos y leña para la cocina, y la «quemada» de objetos de barro ha desencadenado procesos de erosión hídrica y eólica en vastas áreas, como consecuencia de la pérdida de la cobertura vegetal (MATTEUCCI *et al.* 1982). Igualmente, la mora *Chlorophora tinctoria*, el dividive *Cæsalpinia coriaria* y el palo brasil *Hæmatoxylon braziletto* han sido empleados, desde la colonia, para la obtención de tintes para telas y taninos. La explotación indiscriminada de esta última especie puede explicar su rareza actual en tales ambientes (SMITH y RIVERO 1991).
- 3 La sobre explotación de los acuíferos con propósitos agrícolas ha traído dos tipos de consecuencias: *I*) agotamiento del recurso hídrico por la perforación y explotación excesiva de los pozos, como ocurrió en el valle de Quíbor, *II*) deterioro de los suelos, debido a su salinización y alcalinización, tal como se ha puesto de

- manifiesto en el acuífero de Coro, que al disminuir su nivel fue penetrado por la cuña de aguas marinas (MATTEUCCI 1986).
- 4 El turismo no planificado constituye otro aspecto que adversa estos ambientes en las zonas litorales, donde se ha promovido un desarrollo urbanístico poco planificado con propósitos recreativos y vacacionales, afectando importantes extensiones de áreas naturales y ocasionando mayor demanda sobre las fuentes de agua.

Recomendaciones para la conservación

- ²⁵ Las zonas áridas han sido muy pobremente estudiadas, si se comparan con los bosques húmedos tropicales de tierras bajas. Igualmente, han recibido poca atención en los planes de manejo y protección, por lo que las estrategias orientadas hacia su conservación deben considerar: 1) implementación de medidas que reduzcan las causas del deterioro de origen antrópico, en particular el diseño de un plan de manejo adecuado para los rebaños de caprinos, 2) la medición de las producciones primaria, secundaria y neta de la comunidad, que permitan estimar la fracción que puede extraerse, sin perjudicar su estructura y funcionamiento, 3) maximizar la producción neta de estos ecosistemas mediante prácticas adecuadas de manejo y conservación de aguas y suelos, como almacenamiento del agua de escorrentía y estabilización de suelos (AYYAD 1986, MATTEUCCI 1986).
- ²⁶ En Venezuela las áreas xerofíticas no están debidamente representadas en el Sistema de Parques Nacionales, con excepción de algunas pocas hectáreas en los Médanos de Coro y el Parque Nacional Dinira (estado Lara). Es importante la realización de estudios que aporten los elementos de juicio necesarios para detectar áreas críticas, que puedan ser destinadas a Parques Nacionales o reservas naturales con base en los siguientes criterios: 1) variabilidad fisonómica, 2) riqueza de especies y 3) endemismos. Igualmente, se requiere la implementación de los planes de manejo para su conservación. Entre las áreas potenciales a ser protegidas mencionaremos dos ejemplos:
- 1 Los valles secos interandinos representan un importante reservorio de especies de plantas y animales adaptadas a condiciones xerofíticas. Dado su estado actual de aislamiento, pueden representar importantes focos de especiación y endemismos. Por ejemplo, el enclave de Lagunillas presenta endemismos, como la cactácea columnar *Pilosocereus tillianus*, el lagarto *Ameiva provitae*, la culebra de cascabel serrana (*Crotalus sp. nov.*). La realización de estudios más detallados seguro aumentaría, sustancialmente, esta lista, sobre todo en los reptiles. De igual manera, es muy probable que el resto de los enclaves muestren situaciones similares.
 - 2 En la Península de Paraguaná existe un conjunto de cuevas que, por sus características microclimáticas particulares, son usadas como refugio y lugar de reproducción por diversas especies de quirópteros, en particular, *Leptonycteris curasoæ*, el principal polinizador y dispersor de semillas de las cactáceas columnares de esa región, cuyos requerimientos fisiológicos, durante la reproducción, exigen refugios con altas temperaturas (ARENDS *et al.* 1995). Aunque se han implementado ciertas medidas de protección en algunas cuevas, los cambios de refugio estacionales que muestran estos murciélagos hacen necesaria la protección integral de la totalidad de las mismas.
- ²⁷ Recientemente, Venezuela firmó y promulgó la Ley Aprobatoria de la Convención de las Naciones Unidas de la lucha contra la desertificación, compromiso ineludible que hace prioritaria una política nacional de conservación de las zonas áridas de Venezuela (*Gaceta Oficial de la República de Venezuela* núm. 5.239 del 26-06-1998).

INVESTIGACIONES PRIORITARIAS

- Completar el listado de especies de fauna y flora de todas las zonas áridas del país.
- Evaluación de las formaciones naturales, cobertura vegetal, uso potencial de especies forestales.
- Estudio de las causas físicas y socioeconómicas de la desertización.
- Promover investigación básica en la recuperación de áreas degradadas orientadas a: bancos de semillas, especies nodrizas, dispersores y polinizadores.
- Establecer una base experimental continua para seleccionar y refinar las tecnologías más adecuadas para incrementar la productividad con el menor riesgo de degradación ambiental.
- Promover acciones tendientes a la incorporación de la comunidad en los planes de recuperación y manejo racional de los ambientes, a través de talleres, cursos y material impreso.
- Evaluar la posibilidad de establecimiento de plantaciones de especies autóctonas.
- Realizar estudios de las especies de aves que nidifican en estos ecosistemas.
- Realizar prospecciones para el resto de los vertebrados e invertebrados con miras a completar los inventarios.

REFERENCIAS

- ARENDS, A., BONACCORSO, F.J. y GENOUD, M. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from semiarid thorn forests in Venezuela. *Journal of Mammalogy* 78:947-956.
- AYYAD, M.A. 1986. Una perspectiva ecológica de conservación de regiones áridas. *Zonas Áridas* 4:7-10.
- BEARD, J.S. 1944. Climax vegetation in Tropical America. *Ecology* 25:127-158.
- BEARD, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology* 36:89-100.
- BISBAL, F.J. 1983a. Dos nuevos mamíferos para la Isla de Margarita, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 34:366-367.
- BISBAL, F.J. 1983b. *Inventario preliminar de fauna de la Isla de Margarita. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Serie Informe Técnico dgsiia-it-138.* MARNR.
- BISBAL, F.J. 1990. Inventario preliminar de la fauna del Cerro Santa Ana, Península de Paraguaná, estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 41:177-185.
- BLANCO, C.A. 1976. *Flórula de la zona xerófila Ejido-Estanques del Estado Mérida. Primera parte. Trabajo de Ascenso.* Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes (ULA).
- BONO, G. 1996. *Flora y vegetación del Estado Táchira, Venezuela. Monografía xx.* Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. (N).
- BOSQUE, C.A. 1984. *Structure and diversity of arid zone bird communities in Venezuela. Dissertation Ph.D.* University of Washington, Seattle, Washington.
- COMERMA, J.A. 1974. *Suelos, mapa de órdenes y subórdenes (Séptima Aproximación) República de Venezuela.* FONAIAP, CENIAP, Instituto de Investigaciones Agrícolas Generales, Subprograma Suelos. Maracay Venezuela.
- CROIZAT, L. 1954. La faja xerófila del Estado Mérida. *Universitas Emeritensis* 1:100-106.
- EWEL, J.J. y MADRIZ, A. 1968. *Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico.* Ediciones del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FONAIAP), Caracas, Venezuela.

- FERNÁNDEZ, A. 1979.
Manual para el reconocimiento de las cactáceas de Venezuela. Boletín técnico núm.12, Sociedad conservacionista Aragua. Maracay, Venezuela.
- FERRER, C. 1991.
Tres grandes deslizamientos asociados con la Falla de Boconó (Andes venezolanos). *Memorias del III Encuentro de Geógrafos de América Latina*, México. 15-32 pp.
- GARCÍA, O. 1966.
Situación actual de la ganadería caprina en Venezuela. *Agronomía Tropical* 22:45-52.
- GIBSON, A.C. y NOBEL, P.S. 1986.
The cactus primer. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HAFFER, J. 1979.
Quaternary biogeography of tropical lowland South America, en *The South American herpetofauna. Its origen, evolution and dispersal* (ed. W.E. Duellman), pp: 107-140. Monograph núm. 7 of the Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- HANDLEY, C.O., JR. 1976.
Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1-91.
- HERNÁNDEZ, J., WALSCHBURGER, T., ORTIZ, R. y HURTADO, A. 1992.
Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana, en *La diversidad biológica de Iberoamérica. Volumen especial de Acta Zoológica Mexicana* (ed. G. Halffter), pp: 55-104. CYTED-B, Xalapa, México.
- HOLDRIDGE, L.R. 1957.
Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105 (2727):367-368.
- HOYOS, J. 1985.
Flora de la Isla de Margarita, Venezuela. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela.
- HUBER, O. y ALARCÓN, C. 1988.
Mapa de vegetación de Venezuela. División de Vegetación, Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Caracas-Venezuela. Escala 1:2.000.000.
- MARCUZZI, G. 1950a.
Breves apuntes sobre algunos lagartos de Venezuela Septentrional. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* x:73-110.
- MARCUZZI, G. 1950b.
Notas preliminares sobre la fauna y flora de la Isla de Margarita. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* x:207-256.
- MARCUZZI, G. 1954.
Notas sobre zoogeografía y ecología del medio xerófilo venezolano. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* XIV:225-260.
- MARCUZZI, G. 1956.
Contribución al estudio de la ecología del medio xerófilo venezolano. Región de Lagunillas en el Estado Mérida. *Boletín de la Facultad de Ingeniería Forestal* 3:8-42.
- MARTINO, A., ARENDS, A. y ARANGUREN, J. 1998.
Reproductive pattern of *Leptonycteris curasoæ* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern Venezuela. *Mammalia* 62:69-76.
- MATTEUCCI, S.D. 1986.
Las zonas áridas y semiáridas de Venezuela. *Zonas Áridas* 4:39-48.
- MATTEUCCI, S.D. 1987.
The vegetation of Falcon State, Venezuela. *Vegetatio* 70:67-91.
- MATTEUCCI, S.D. y COLMA, A. 1997.
Agricultura sostenible y ecosistemas áridos y semiáridos de Venezuela. *Interciencia* 22:123-130.
- MATTEUCCI, S.D., COLMA, A. y PLA, L.E. 1982.
Análisis ecológico regional del Estado Falcón. *Acta Científica Venezolana* 33:78-87.
- MUSSO, A. 1962.
Lista de mamíferos conocidos de la Isla de Margarita. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* XXI:163-180.
- NARANJO, M.E. 1998.
Efecto del murciélago Glossophaga longirostris en la germinación de tres cactáceas columnares de Los Andes venezolanos. Trabajo de Grado, Lic. Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (U.L.A.), Mérida, Venezuela.
- NASSAR, J.M., RAMÍREZ, N. y LINARES, O. 1997.
Comparative pollination biology of Venezuelan Columnar Cacti and the role of Nectar-Feeding Bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- PÉFAUR, J.E. y PÉREZ, R. 1995.
Zoogeografía y variación espacial y temporal de algunos vertebrados epigeos de la zona xerófila de la Cuenca del Río Chama, Mérida, Venezuela. *licotrópicos* 8:15-38.
- PETIT, S. 1995.
The pollinators of two species of Columnar Cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27:538-541.

- PHELPS, W.H., JR. y DE SCHAUSENSEE, R.M. 1979. *Una guía de las aves de Venezuela*. Gráficas Armitano. Caracas, Venezuela.
- PONCE, M. 1989. *Distribución de cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial*. Trabajo de ascenso. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela (UCV).
- PONCE, M. y TRUJILLO, B. 1990. Diagnóstico del grado de amenaza de cactáceas endémicas de provincias biogeográficas que ocurren en Venezuela. *Ernstia* 58-59-60:9-17.
- RENGIFO, C. 1997. *Efecto de las aves en la germinación de las cactáceas columnares Stenocereus griseus y Subpilocereus repandus*. Trabajo de Grado, Lic. en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela.
- RICO, R., RODRÍGUEZ, L.E., PÉREZ, R. y VALERO, A. 1996. Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del Río Chama, estado Mérida. *Plantula* 1 (1):83-94.
- RIVERO-BLANCO, C. y DIXON, J. 1979. Origin and distribution of the herpetofauna of the dry lowland region of northern South America, en *The South America herpetofauna. Its origin, evolution and dispersal* (ed. W.E. Duellman), pp: 281-298. Monograph núm. 7 of The Museum of Natural History. Kansas University Press, Lawrence.
- RODRÍGUEZ, J.P. y ROJAS-SUÁREZ, F. 1995. *Libro Rojo de la Fauna Venezolana*. PROVITA, Fundación Polar, Caracas, Venezuela.
- ROZE, J.A. 1956. La herpetofauna de las islas Los Roque y La Orchila, en *El Archipiélago de Los Roques y La Orchila* (ed. H. Ginés), pp: 79-86. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas.
- ROZE, J.A. 1964. La herpetología de la Isla de Margarita, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* xxiv:209-241.
- RUIZ, A. y SORIANO, P.J. 1997. A functional comparison between bat communities from two Andean arid enclaves. *Abstracts of the 7Th International Teriological Congress*, Acapulco, México.
- RUIZ, A., SANTOS, M., SORIANO, P., CAVELIER, J. y CADENA, A. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29:469-479.
- SARMIENTO, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60:367-410.
- SARMIENTO, G. 1975. The dry formations of South America and their floristic connections. *Journal of Biogeography* 2:233-251.
- SARMIENTO, G. 1976. Evolution of arid vegetation in Tropical America, en *Evolution of Desert Biota* (ed. D.W. Goodall), pp: 65-99. Univ. of Texas Press, Austin.
- SARMIENTO, G., MONASTERIO, M., AZÓCAR, A., CASTELLANO, E. y SILVA, J. 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.
- SILVIUS, K.M. 1995. Avian consumers of carion fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae). *Biotropica* 27:96-105.
- SMITH, R.F. 1975. Ecología de las plantas leñosas del espinar de los estados Lara y Falcón de Venezuela, y clave ilustrada en base a sus características vegetativas. *Acta Botánica Venezuelica* 10 (1-4):87-129.
- SMITH, R.F. y GARCÍA, R. 1991. Cambios en la vegetación árida con 16 años de exclusión de caprinos, Bobare, en *Ecología del Estado Lara* (eds. R.F. Smith, A. Rivero, F. Ortega y J.A. Catalá), pp: 51-58. *Biollania*, Edición Especial núm. 1, Guanare, estado Portuguesa, Venezuela.
- SMITH, R.F. y RIVERO, A. 1991. Los recursos ecológicos de la zona árida de los alrededores de Barquisimeto, en *Ecología del Estado Lara* (eds. R.F. Smith, A. Rivero, F. Ortega y J.A. Catalá), pp: 69-119. *Biollania*, Edición Especial núm. 1, Guanare, estado Portuguesa, Venezuela.
- SORIANO, P.J., SOSA, M. y ROSSELL, O. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39:267-272.

- SORIANO, P., DÍAZ DE PASCUAL, A., OCHOA, J. y AGUILERA, M. 1998. Las comunidades de roedores de Los Andes venezolanos, en *Biodiversidad en Iberoamérica*. (ed. G. Halffter), pp: 417-433. Acta Zoológica Mexicana, Fondo de Cultura Económica, México.
- SORIANO, P.J., DÍAZ DE PASCUAL, A., OCHOA, J. y AGUILERA, M. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24 (1):17-25.
- SOSA, M. y SORIANO, P. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoæ* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41:529-532.
- SOSA, M. y SORIANO, P.J. 1996. Resources availability, diet and reproductive pattern of *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12:805-818.
- TRUJILLO, B. y PONCE, M. 1988. Lista-inventario de Cactaceæ silvestres en Venezuela con sinonimia y otros aspectos relacionados. *Ernstia* 47:1-20.
 - VARESCI, V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.
- VEILLON, J.P. 1994. *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. 2nd. Instituto Forestal Latinoamericano, Universidad de Los Andes, Mérida-Venezuela.
- VEILLON, J.P. 1995. *Los bosques naturales de Venezuela. Parte II. Los bosques xerófilos zonas de vida: Bosque espinoso tropical (BET), Bosque muy seco tropical (BMST)*. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes y Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables, Mérida-Venezuela.
- VILA, M.A. 1975. *Las sequías en Venezuela*. Fondo Editorial Común, Caracas, Venezuela.
- VILA, P., BRITO, F., CÁRDENAS, A.L. y CARPIO, R. 1965. Geografía de Venezuela 2. El paisaje natural y el paisaje humanizado. Departamento de Publicaciones, Ministerio de Educación, Caracas.
- WILLIAMS, P.M. y ARIAS, I. 1978. Physio-ecological studies on plants species from the arid and semi-arid regions of Venezuela. 1. The role of endogenous inhibitors in the germination of the seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. & R. (Cactaceæ). *Acta Científica Venezolana* 29:93-97.
 - YÉPEZ, G. 1964. Ornitología de las islas de Margarita, Coche y Cubagua. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* xxiv:103-162.
- YÚSTIZ, E. 1991. La herpetofauna de las zonas áridas y semi-áridas del Estado Lara, en *Ecología del Estado Lara. Biollania, Edición Especial núm. 1* (eds. R.F. Smith, A. Rivero, F. Ortega y J.A. Catalá), pp: 59-66. Guanare, estado Portuguesa, Venezuela.